

Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen

von

Franz Exner,

und

Sigm. Exner,

w. M. k. Akad.

w. M. k. Akad.,

*Professor der Physik an der Universität
in Wien.*

*Professor der Physiologie an der Universität
in Wien.*

(Mit 1 Tafel und 2 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. Jänner 1910.)

Inhalt.

	Seite
A. Die Blütenfarben in der Natur	191
B. Entstehung der Blütenfarben.	198
I. Das Tapetum	202
II. Additionsfarben	210
III. Subtraktionsfarben	213
α) Das Schwarz der Blüten	214
β) Anderweitige Subtraktionsfarben	218
C. Färbungseffekte bedingt durch die Formation der Oberfläche	224
D. Analyse einzelner Blütenfarben	232
Zusammenfassung	241
Erklärung der Tafeln	244

A. Die Blütenfarben in der Natur (Sigm. Exner).

Wenn die altherwürdige Bezeichnung der Botanik als *doctrina amabilis* in dem ästhetischen Genuß ihren Grund hat, den die Beschäftigung mit den mannigfaltig und oft so grotesk gestalteten, vor allem aber farbenprächtigen Blüten der Phanerogamen gewährt, so wissen wir, dank dem orginellen Blick und den gründlichen Untersuchungen Köhltreuter's und Ch. Darwins, daß wir diesen Genuß in erster Linie unseren

kleinen Mitbewohnern der Erde, den Insekten verdanken. Sie sind es, deren einzelne Arten, in Symbiose mit gewissen Pflanzen lebend, diese letzteren in ihrer phylogenetischen Entwicklung veranlaßt haben, ihre keimtragenden Organe so zu gestalten, daß sie, gleich einer aufgepflanzten Fahne, die Aufmerksamkeit von weither auf sich zu lenken vermögen; so wird der für die Erhaltung der Pflanzen- wie der Tierart wichtige Kontakt der beiden begünstigt. Wie man mit Recht erwartet, daß eine Tierspecies, welche Stimme hat, auch zu hören vermag, eine solche, die stumm ist, auch kein Gehör besitzt (die meisten Fische, in gewissem Sinne wohl alle), so wird man auch angesichts des Farbenreichtums unserer Blütenwelt voraussetzen können, daß die Insekten nicht nur hell und dunkel zu unterscheiden vermögen, sondern auch Farben. Denn die Stimme setzt einen komplizierten Apparat zur Erzeugung von Schallwellen voraus, der sich kaum entwickelt haben dürfte, wenn er der Tierart nicht irgendwie nützlich wäre, und dieser Nutzen wird im allgemeinen durch die Verständigung mit Tieren derselben Art gegeben sein. Ebenso ist, wie wir sehen werden, die Farbe der Blüten durch bestimmte Organisationen bedingt, die sich auch in ihrer Mannigfaltigkeit kaum entwickelt haben dürften, wenn sie der Pflanze nicht bei ihrer Erhaltung von Vorteil gewesen wären.

Wenn wir aber schon auf Grund solcher Betrachtungen ein Farbensehen der Insekten voraussetzen, ist es doch geboten, sich dessen bewußt zu sein, daß damit nicht gesagt ist, sie sähen die Farben so, wie wir sie sehen. Wissen wir ja doch, daß wir ein ganzes Leben lang mit einem Menschen verkehren, mit ihm unzählige Gespräche über Bilder und anderweitige farbige Objekte führen können und erst am Ende des Lebens darauf aufmerksam werden, daß dieser Mensch farbenblind ist, was auch ihm unbekannt war, bis es besondere, darauf gerichtete Experimente erwiesen haben. Die Existenz der Farbenblindheit als eine überaus häufig vorkommende Anomalie wurde ja erst in neuerer Zeit entdeckt (durch John Dalton 1798), und die wenigsten Menschen wissen, daß sie im Dämmerungslichte (bei »dunkeladaptiertem Auge«) die Helligkeit zweier Farben ganz wesentlich anders beurteilen als am Tage (bei »helladap-

tiertem Auge«). Wenn man am Tage in unseren Feldern eine gewöhnliche Mohnblume (*Papaver Rhoeas*) und eine Kornblume (*Centaurea cyanus*) pflückt und zu beurteilen sucht, welche derselben die hellere ist, so wird man darüber zweifelhaft sein können. Betrachtet man dieselben Blumen nach Eintritt der Dämmerung oder gar bei Mondlicht, so erklärt man sofort die Kornblume für viel heller; die Mohnblume erscheint fast schwarz (Purkinje'sches Phänomen).

Wenn also anscheinend normale Menschen und wenn derselbe Mensch unter verschiedenen Umständen so sehr verschieden sehen, werden wir uns hüten müssen, unser Farbensehen anthropozentrisch bei den Insekten vorzusetzen.

Die physikalische Grundlage des Sehens ist das Licht, d. h. jene Ätherwellen, welche — soweit sie für uns in Betracht kommen — von der glühenden Sonnenoberfläche ausgehend, nach Durchsetzung des Weltraumes die Erde treffen. Es sind aber nicht gleichartige Wellen, sondern Wellen von recht verschiedener und allmählich abgestufter Länge. Dringt ein Bündel dieser Wellen in unser Auge, so haben wir trotz der Verschiedenheit ihrer Längen einen einheitlichen Eindruck, den wir Weiß zu nennen pflegen. Ob das Insekt auch einen einheitlichen Eindruck hat, können wir nicht wissen. Daß er einheitlich ist, d. h. daß wir von der Verschiedenheit der Wellenlängen nichts empfinden, ist nicht selbstverständlich, wie sich sogleich ergibt, wenn wir an das Ohr denken, dessen Funktionen auch der Wahrnehmung von Wellen dient. Würden zahlreiche Schallwellen von ähnlich abgestufter Länge in unser Ohr eindringen, so würden wir keinen einheitlichen Eindruck gewinnen. Dabei kommt weiter in Betracht, daß die längsten und die kürzesten der von der Sonne kommenden Lichtwellen auf unser Auge überhaupt keinen Eindruck machen. Ist das auch bei den Insekten der Fall?

Ordnen wir die in jenem Lichtbündel enthaltenen Strahlen verschiedener Wellenlänge nach der Größe dieser letzteren an, so erhalten wir das Spektrum. Die Strahlen der größten Wellenlängen, welche, auf unser Auge wirkend, eine Lichtempfindung auslösen, machen auf uns einen in keiner Weise beschreibbaren Eindruck, den wir aber als einen anderen, ebenso unbeschreib-

baren Eindruck erkennen als jenen, den Strahlen von kleineren Wellenlängen erzeugen. Wir benennen den ersteren Eindruck als den des Rot, den letzteren z. B. als den des Orange. So geht es weiter bis zum Ende des sichtbaren Teiles des Spektrums, dessen Wellen in uns die Empfindung des Violett erzeugen.

Wir können nun zählen — und man hat das getan — wie viele eben merklich voneinander unterscheidbare Farbenempfindungen uns diese Reihenfolge von Wellenlängen ergibt. Aber wir haben keinen Anhaltspunkt zu behaupten, daß diese »Empfindlichkeit für den Farbenton« bei den Insekten dieselbe oder auch nur annähernd dieselbe ist.

Wenn wir die Energie im physikalischen Sinne bestimmen, die durch die den einzelnen Anteilen des Spektrums zugehörigen Lichtwellen repräsentiert ist, so erhalten wir eine Kurve, deren Lage und Verlauf sich ganz wesentlich unterscheidet von der Kurve, welche uns ein Bild des Helligkeitseindrucks gibt, den die verschiedenen Anteile des Spektrums in uns hervorrufen. Genauer gesagt: uns erscheint das Spektrum am hellsten im Gelb, das Maximum der Energie der Lichtwellen liegt aber im Ultrarot und ist im Rot und Orange immer noch größer als im Gelb. Welcher Teil im Spektrum erscheint den Insekten am hellsten? Und wenn schon, wie eben gesagt, die Helligkeitsempfindung eines Menschen für gewisse Farben sich ändert, je nachdem er im Tageslicht oder in der Dämmerung verweilt hat, wird dann vorauszusetzen sein, daß alle Insekten gegebene Farben gleich hell sehen? Da gibt es gewiß Variationen von Art zu Art.

Im folgenden wird sich die Tatsache ergeben, daß alle Blütenfarben mehr oder weniger ungesättigt sind; indem das von den Blütenblättern zurückgeworfene und in unser Auge gelangende Licht aus Strahlen von sehr verschiedenen Wellenlängen besteht. Es erscheint dann farbig, wenn von den Strahlen gewisser Wellenlängen wenig, von den Strahlen anderer Wellenlängen viel absorbiert, d. h. in eine andere Form von kinetischer oder potentieller Energie umgewandelt worden ist. Es wirken dann also auf unser Auge immer Strahlen von recht verschiedenen Wellenlängen, vielleicht von allen Wellenlängen,

die im weißen Lichte vorhanden sind, nur ist das Verhältnis der Energien dieser Strahlen ein anderes geworden, wie es im weißen Lichte war.

Wenn aber Strahlen verschiedener Wellenlängen auf unser Auge einwirken, so entsteht in uns eine Empfindung, die mit den Empfindungen, welche die Strahlen, einzeln wirkend, erzeugt hätten, keine Ähnlichkeit zu haben braucht. Läßt man z. B. gleichzeitig mit einem gewissen Abschnitt des Spektrums, der uns die Empfindung Rot liefert, einen anderen Abschnitt des Spektrums, der uns die Empfindung eines gewissen Grünblau liefert, auf das Auge wirken, so gewinnen wir die Empfindung von Weiß, also dieselbe Empfindung, als hätten alle Strahlen des Sonnenspektrums gewirkt. Daß man es hier mit einer physiologischen Erscheinung zu tun hat, leuchtet sofort ein, wenn man bedenkt, daß zwei Töne von verschiedener Höhe, auf unser Ohr wirkend, niemals einen Eindruck erzeugen könnten, der von dem zahlreicher gleichzeitig wirkender Töne nicht zu unterscheiden wäre. So wie hier Rot und Grün gibt es aber unzählbare Farbentöne, welche, paarweise wirkend, denselben Eindruck des Weiß hervorrufen (Komplementärfarben). Wir wissen nun durchaus nicht, ob es bei den Insekten auch solche Farbenpaare gibt, noch weniger, ob diese Farbenpaare dieselben sind.

Wegen dieser Eigenschaft unserer Augen erscheinen uns viele Blumenfarben weißlich, d. h. ungesättigt, sie können aber anderen Wesen anders erscheinen.

Ich will vorgreifend betonen, daß wir allerlei Einrichtungen an den Blumenblättern kennen lernen werden, welche eine relativ große Sättigung ihrer Farben bewirken. Folgerichtig müssen wir aus den vorstehenden Betrachtungen entnehmen, daß für das Insekt diese gesättigten Blütenfarben auffallender sind als ungesättigte (gleiche Helligkeit vorausgesetzt), wie das bei uns der Fall ist. Und wenn man die Farbenpracht der alpinen oder der nordischen Blüten gleichsam mit der Intensität ihrer auf einen kurzen Sommer zusammengedrängten Vegetationsperiode in Zusammenhang gebracht hat, so bedeutet das von unserem Standpunkte doch wohl nur ein rascheres Auffinden der Blüte durch das Insekt, das mit dem Suchen weniger

Zeit verlieren darf als in der Ebene oder in gemäßigten Klimaten; die Blume »schreit« durch ihre Farbe nach dem Insekt.

Wir würden aber zu weit gehen, wollten wir daraus schließen, daß es für das Insekt Komplementärfarben gibt oder, was damit gleichbedeutend ist, daß es Lichter, die einen großen Teil der Wellenlängen des Spektrums enthalten, auch als weißliche empfindet. Es kann vielmehr die gesättigte Farbe auch deshalb einen größeren Eindruck hervorrufen, weil nach einem allgemeinen sinnesphysiologischen Gesetz ein gegebener Reiz um so mehr unsere Aufmerksamkeit auf sich lenkt, je weniger andere Reize und besonders Reize verwandter Art auf uns einwirken. Im Gebiete des Schalles gibt es kein Analogon der Komplementärfarben, aber der Pfiff eines Vogels wird leichter die Aufmerksamkeit seines Kameraden erwecken, wenn er hauptsächlich aus einem für das Tier charakteristischen Ton von bestimmter Höhe besteht, als wenn er aus diesem Ton und noch zahlreichen anderen besteht, die alle zusammen ein unharmonisches Geräusch bilden.

Wir können vielmehr — die Einrichtungen der Blütenblätter zur Erzeugung gesättigter Farben als Lockeinrichtungen für die Insekten vorausgesetzt — daraus nur folgern, daß die Lichter verschiedener Wellenlängen in diesen Tieren verschiedene Empfindungen hervorrufen, d. h. daß sie überhaupt Farben sehen.

Darüber dürfte aber heute wohl kaum mehr ein Zweifel herrschen. Seit Jahrhunderten pflegen die Bienenzüchter, die viele Stöcke nebeneinander gestellt haben, diese oder doch wenigstens das Anflugbrettchen derselben mit verschiedenen Farben zu bemalen, um den heimkehrenden Bienen das Auffinden ihres Stockes zu erleichtern, und die speziell darauf gerichteten Untersuchungen, die in neuester Zeit wesentlich durch Experimente von Felix Plateau angeregt wurden, haben diese Tatsache wohl zur allgemeinen Annahme gebracht. Der genannte Forscher hat nämlich in einer Reihe von Untersuchungen, deren erste aus dem Jahre 1895 stammt,¹ auf die große Bedeutung des Geruchsinnens beim Auffinden der Blüten

¹ Comment les fleurs attirent les insectes. *Bullet. der Brüsseler Akademie.*

durch Insekten aufmerksam gemacht und glaubt, auf Grund seiner Beobachtungen diesem eine weit größere Rolle zuschreiben zu müssen als dem Gesichtssinn. Wiewohl er das Sehen der Blütenfarben den Insekten nicht abspricht, haben sich doch Forel¹ und E. Giltay² veranlaßt gesehen, eingehende Experimente über die Bedeutung des Gesichtssinnes beim Auffinden der Blüten auszuführen, die ganz unzweideutig ausgefallen sind. Beraubt man, wie letzterer gezeigt hat, eine Mohnblume ihrer Blütenblätter, so hat sie den größten Teil der Anziehungskraft für Bienen und Hummeln verloren. Zahlreiche und wohl durchdachte Kontrollversuche bürgen dafür, daß dieser Effekt nicht etwa auf dem Wegfall eines Duftes u. dgl. beruht.

Ich darf bei dieser Gelegenheit wohl von alten, aus der Zeit vor Plateau's Versuchen stammenden Experimenten berichten, die ich, ohne Aufzeichnungen darüber zu machen, fast als Spielerei an heißen Ferialtagen angestellt habe. Es war an einem mit zahlreichen Blumen und niedrigem Gebüsch bedeckten Bergabhang, an dem sich allerlei Insekten herumtummelten, von Blüte zu Blüte fliegend, wo ich mir den Spaß machte, dieselben durch verknüllte Schnitzelchen farbigen Papiers zu täuschen, indem ich solche Farbe wählte, wie sie näherungsweise einer der vielen dort blühenden Blumen entsprach und das Schnitzelchen an einem Grashalm oder dergleichen befestigte. Ein Insekt, von einer dieser Blumen zur anderen fliegend, nahm verhältnismäßig häufig seinen Weg nach meinen Schnitzelchen, augenscheinlich getäuscht. Soviel ich mich erinnere, hat es sich nie auf das Papier gesetzt, ist aber bis auf Zentimeter nahe gekommen, vielleicht auch auf Bruchteile eines Zentimeters.

Diese Täuschungen können nur durch die Farbe bedingt gewesen sein.

Daß wenigstens manche Insekten keine sehr feine Farbensmpfindung haben, möchte ich aus folgendem schließen. Jedem Naturbeobachter ist wohl das Bild eines Weißlings (*Pieris*) in Erinnerung, der von seinem Sitz auffliegt, weil in der Nähe

¹ Das Sinnesleben der Insekten. München 1910.

² Pringsheim's Jahrbücher der Botanik, 40. Bd, 1904.

ein anderer Weißling vorbeifliegt. Es ist wahrscheinlich ein Männchen, das den vorbeifliegenden für ein Weibchen hält und sich nun in der Luft um dasselbe herumtummelt, aber sogleich wieder von demselben abläßt, vermutlich, wenn dieses auch ein Männchen ist, oder längere Zeit mit ihm, es umgaukelnd, dahinzieht, bis sich das Weibchen zur Begattung niederläßt. Da habe ich nun wiederholt gesehen, daß ein Weißling ganz ebenso einen vorbeifliegenden Aurorafalter (*Anthocharis cardamines*) attackiert, allerdings um ihn sofort wieder zu verlassen. Er muß also die gelbe Farbe des letzteren, die uns auf diese Entfernungen ganz deutlich ist, nicht erkannt haben.

Läßt man ein weißes Papierschnitzelchen durch den Wind dahintreiben, so kann man auch so den Weißling täuschen. Er fliegt nach dem Schnitzelchen.

B. Entstehung der Blütenfarben (Sigm. Exner).

Vergleicht man die Farben der Tierwelt mit denen der Pflanzenwelt in Beziehung auf ihre Entstehung aus dem beleuchtenden weißen Sonnenlicht, so muß man die der Pflanzenwelt geradezu armselig nennen. Es ist, als hätte die Natur alle ihre Kunstgriffe auf die Tiere verwendet; da gibt es Oberflächenfarben, Interferenzfarben, Farben dünner Blättchen, die Farben trüber Medien usw., welche, erzeugt durch zum Teil höchst komplizierte Einrichtungen, einen ungeheuren Reichtum an Farben und Glanzeffekten bewirken, während in der Blütenwelt fast nur die gewöhnliche Absorptionsfarbe, das Pigment, eine Rolle spielt und höchstens noch einige Phänomene des Glanzes modifizierend für den Gesamteindruck mitwirken.

Auch der ganze Farbenwechsel des Tierreiches, der eine Anpassung an die jeweils obwaltenden äußeren Verhältnisse wenigstens in den meisten Fällen darzustellen scheint, bei Fischen, Amphibien und Reptilien zu überaus augenfälligen Erscheinungen führt und beim Chamäleon sprichwörtlich geworden ist, dürfte bei den Blüten vollkommen fehlen. Obwohl für die grünen Pflanzenteile ein solcher durch Beleuchtung und andere äußere Einflüsse bedingte Wechsel, der auf Umlagerung

und Gestaltsveränderung der Chloroplasten in den Zellen beruht, längst bekannt und in neuester Zeit durch G. Senn¹ eingehend studiert worden ist, sagt dieser,² daß die gelben Chromoplasten der Blüten »einer photischen Anordnung wohl nie fähig sind«.

Aber selbst was die Pigmentfarben der Pflanzen betrifft, scheint es, als wären der sonst so erfindungsreichen Natur die Gedanken ausgegangen, denn immer und überall stoßen wir wieder auf die Anthokyane in ihren den verschiedenen Graden der Säuerung und der Alkaleszenz entsprechenden Färbungen zwischen Rot durch Violett zum Blau und dem selbst solcher bedeutenden Modifikationen entbehrenden Anthoxanthin.

Ich brauche mich hier nicht auf die Erläuterung der Fragen einzulassen, in welchem Verwandtschaftsverhältnis die Anthokyane zu manchen anderen der beschriebenen Pflanzenfarbstoffe und zum Erythrophyll stehen, ebensowenig über die Beziehungen des Anthoxanthins zum Xanthophyll, Carotin und anderen gelben Farbstoffen, verweise in dieser Beziehung vielmehr auf die bekannten Lehrbücher der Pflanzenphysiologie und Chemie;³ für unsere Zwecke genügt es hervorzuheben, daß alle von mir untersuchten Blüten ihre Farben den genannten Farbstoffen und ihren Modifikationen verdanken und daß sie also sämtlich als echte Pigmentfarben durch Absorption gewisser Teile des Spektrums zustande kommen.

Schon eine einfache Untersuchung ergibt, daß z. B. das volle und opake Rot einer Pelargonie entsteht, indem das weiße Sonnenlicht, während es durch die gefärbten Epithelzellen hindurchdringt, einen Teil der kurzwelligen Strahlen durch

¹ Die Gestalt und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908.

² p. 184.

³ Vgl. J. Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Wien 1898, p. 216.

Pfeffer, Handbuch der Pflanzenphysiologie.

G. Tobler, Über Anthokyane. Sammelreferat. Naturw. Rundschau, 22, p. 652.

v. Fehling, Handwörterbuch der Chemie, 1875, II. Bd., p. 104,

Gmelin, Handbuch der Chemie, IV. Bd., p. 144.

Beilstein, III. Bd., 3. Aufl., p. 651.

Czapek, Biochemie der Pflanzen.

Absorption verliert, daß es dann an einer alsbald näher zu beschreibenden Schicht von lufthältigen Intercellularräumen des Mesophylls nach allen Richtungen reflektiert wird, somit nochmals durch die Epithelzellen hindurchdringend, noch vollkommener von den kurzwelligigen Strahlen befreit wird. In das betrachtende Auge gelangen somit stark rot wirkende Strahlen, wo immer es sich auf der Seite des Blattes befindet, von welcher das Sonnenlicht aufgefallen war.

Eine lichter oder bläulicher (rosarot) gefärbte Pelargonienblüte könnte sich von der genannten — so dachte ich und dies war der Ausgang der vorliegenden Untersuchungen — dadurch unterscheiden, daß zwischen den roten Epithelzellen auch ungefärbte oder blau gefärbte eingeschaltet sind, aber auch dadurch, daß die Farbe jeder Epithelzelle lichter oder bläulicher ist. Die mikroskopische Untersuchung zeigte sofort, daß das letztere der Fall ist. Es ist also auch hier der einfachste Weg eingeschlagen, den Farbeffekt zu erzielen.

So ist es nun überall die Absorption eines Teiles des einfallenden Lichtes, welche die Blütenfarben bedingt, ob das absorbierende Pigment nun gelöst oder in körnigem oder, wie es auch häufig vorkommt, in krystallinischem Zustand in den Zellen enthalten ist. Je beschränkter der nicht absorbierte Teil des Spektrums ist und je vollkommener dieser von dem Farbstoff hindurchgelassen wird, desto gesättigter ist die Farbe des Blumenblattes. Ja, man findet Zellen, die den Farbstoff in so konzentrierter Form enthalten, daß selbst die Wellenlängen, für welche er am durchlässigsten ist, größtenteils absorbiert werden, so daß das Blütenblatt fast schwarz erscheint. Das habe ich bei den sogenannten »schwarzen« Gartenstiefmütterchen gefunden. Der Farbstoff ist aber auch hier noch blau, wie sich zeigt, sobald man ihn in dünnen Schichten vor sich hat.

Nun zeigen Blütenblätter aber auch vollkommen schwarze Stellen. Diese entstehen in anderer, unten zu besprechender Weise. Ein Pigment, das, wie etwa Tusche, alle Farben des Spektrums gleichmäßig absorbiert, habe ich in der Pflanzenwelt nicht gefunden.¹

¹ Prof. v. Wettstein teilte mir mündlich mit, daß ein solches bei *Vicia Faba* vorkomme.

Der gelbe Farbstoff, Anthoxanthin, ist am häufigsten in Form von rundlichen, bisweilen aber auch sich gegenseitig abplattenden Körnchen (Chromatophoren) in den Zellen enthalten, wie ich es z. B. bei einem schwefelgelben Gartenstiefmütterchen fand, bei dem die Chromatophoren hauptsächlich an der Basis der Epithelzellen liegen, ähnlich wie es für ein anders gefärbtes Stiefmütterchen, dessen Epithelzellen auch blauen Farbstoff enthielten, die Abbildungen Fig. 7 zeigen. Da, wo die Blattfläche mit Haaren besetzt ist, finden sich auch in diesen die gelben Chromatophoren, und zwar auch noch in der letzten, die Spitze des Haares bildenden Zelle (Innenfläche der großen Blütenblätter) der Sonnenblume (*Helianthus annuus*). Der Farbstoff kommt aber auch anscheinend gelöst, d. h. in gleichmäßiger Verteilung den Zellinhalt erfüllend vor. Vgl. Fig. 1, welche einige Epithelzellen von der Innenfläche des Blütenblattes des *Ranunculus acer* in der Flächenansicht darstellt. Man erkennt darin auch Krystalldrusen, die eine rote Farbe zeigen, aber wahrscheinlich aus demselben Farbstoff in ungelöster Form bestehen. In einzelnen Zellen sind auch zwei und mehr derselben enthalten. An der Rückseite desselben Blattes ist ein ähnliches Epithel, doch fand ich darin die Krystalldrusen nicht. Setzt man Wasser dem Präparat zu, so bilden sich aus dem Farbstoff gelbe Krümel.

Bei anderen Blüten, z. B. einem gelben Stiefmütterchen, ist der Farbstoff in Form gelber Chromatophoren besonders an der Basis angehäuft.

Der rote Farbstoff, der leicht bis in das Blau variiert, pflegt gelöst im Zellsafte vorzukommen, ändert häufig sehr leicht seine Farbe und geht auch in die umgebende Untersuchungsflüssigkeit (0·7 prozentige Kochsalzlösung oder Wasser) über. Auch er aber kommt in Krystallform in den Zellen vor. (Vgl. hierüber die eingehende Untersuchung von Molisch,¹ in der dieser Farbstoff in chemischer Beziehung studiert wird.)

Nur verhältnismäßig unbedeutende Farben- und Lichteffekte sind es, welche, abgesehen von den einfachen optischen Vorgängen der Pigmentabsorption, den Gesamteindruck eines

¹ Über amorphes und krystallinisches Anthokyan. Botanische Zeitung, 1905.

Blütenblattes modifizieren. Von diesen soll nunmehr die Rede sein.

I. Das Tapetum.¹

Mit dem Namen »Tapetum« hat man früher in der Histologie der tierischen Organismen eine pigmentierte Auskleidung oder einen solchen Belag bezeichnet, während dieser Name jetzt fast nur mehr angewendet wird für eine das einfallende Licht in seiner ursprünglichen oder doch nahezu in der ursprünglichen Zusammensetzung so reflektierende Schichte, daß dasselbe nach allen Richtungen hin zerstreut wird. Man nennt die das Leuchten der Augen von Raubtieren, Wiederkäuern usw. bedingende Schichte der Aderhaut Tapetum, ebenso auch analoge Schichten im Auge von Krebsen. Ein solches Tapetum, isoliert, macht immer den Eindruck einer weißen Fläche, nicht in dem Sinne, wie eine farblose Glascheibe eine weiße Fläche bildet, sondern in dem Sinne der weißen Fläche eines Papierblattes. Es genügt daran zu erinnern, daß dieser optische Effekt dann entsteht, wenn sich auf engem Raume zahlreiche unregelmäßig angeordnete Grenzflächen zwischen zwei oder mehreren farblosen und durchsichtigen Medien von verschiedenem Brechungsindex und einer solchen Kleinheit befinden, daß sie dem menschlichen Auge nicht einzeln sichtbar werden. An jeder dieser Flächen findet dann sowohl Brechung als auch Reflexion des dieselbe treffenden Lichtstrahles statt, so daß von derselben Licht auch nach der Seite, von welcher es gekommen ist, zurückgeworfen wird und dem Auge wegen der unregelmäßigen Anordnung der kleinen Grenzflächen, wo immer es sich hier befindet, zufließt, welches Licht in bezug auf seine farbige Zusammensetzung wesentlich unverändert ist. Je größer der Unterschied der Brechungsindices der Medien, desto günstiger sind die Bedingungen für die Entstehung dieses Eindruckes der weißen Fläche, da dann sowohl die Brechungen wie die Reflexionen stärker sind. Dabei können

¹ Es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß ich hier das Wort »Tapetum« nicht in dem Sinne der Botanik, sondern in dem tierischer Histologie gebrauche, wie im Texte ausgeführt ist.

die beiden Medien feste Körper sein (Kremserweiß als Malerfarbe, d. i. in Harz eingetragen; weiße Glasur), beide flüssig (Milch; Ölemulsion) oder eines fest, das andere flüssig (Aufschwämmung von Stärke oder Kreide in Wasser), eines fest, das andere gasförmig (Eiskristalle und Luft, d. i. Schnee; Papier) oder endlich eines flüssig, das andere gasförmig (Seifenschaum).

Es ist längst bekannt, daß die sogenannte »weiße« Farbe (Weiß ist eigentlich keine Farbe) der Blüten nach demselben Prinzip entsteht und daß hier die optisch wirksamen Medien in allererster Linie die Zellen der mittleren Schichte des Blütenblattes einerseits und die in unregelmäßig geformten, zwischen diesen gelegenen Räumen befindliche Luft andererseits sind. Es genügt, daran zu erinnern, daß jedes Blatt aus einer inneren und einer äußeren Epithellage besteht, zwischen denen eine dickere Zelllage, das Mesenchym, angeordnet ist, welche die Gefäßbündel führt. Jene Luftmassen bewirken die Undurchsichtigkeit dieser Zellschichte bei Untersuchung mit dem Mikroskop im durchfallenden Lichte und die Helligkeit derselben bei Untersuchung im auffallenden Lichte. Will man letztere Wirkung beobachten, so muß man das mit einer schwachen Objektivlinse tun, da nur diese genügend weit vom Präparat entfernt ist, um dem einfallenden Lichte den Zutritt zum Präparat nicht zu versperren. Oder man beleuchtet geradezu mittelst einer Sammellinse von oben.

Daß die zwischen den Zellen eingeschlossene Luft das hauptsächlichste Moment der Weißfärbung darstellt, ergibt sich auch aus folgendem Versuche: Ich legte eine weiße Hyazinthenblüte in eine mit Wasser gefüllte Epröuvette und hielt sie mittels eines Wattebausches unter der Oberfläche. Dann brachte ich die Epröuvette unter die Luftpumpe. Natürlich entwich die Luft aus der Blüte. Nach neuerlichem Zutritt der Luft hatte die nun herausgehobene Blüte ihre Opazität verloren und war so durchscheinend geworden, daß man durch den röhrenförmigen Anteil des Perigons die gelben Staubfäden erkennen konnte. Die Wandlung, die sie in ihrem Aussehen erfuhr, war ganz ähnlich der, die ein Papier durch einen Fettfleck erfährt und hat natürlich auch dieselbe Ursache. Die Brechungen

und Reflexionen an der Grenze zwischen den Zellen und den Intercellularräumen sind nun vermindert worden, weil an die Stelle der die letzteren erfüllenden Luft Flüssigkeit getreten war. Ich gebe in Fig. 2 photographische Aufnahmen ein und derselben Stelle einer solchen Zwischenzellenschichte aus dem Perigon eines Maiglöckchens (*Convallaria majalis*), eingelegt in ClNa-Lösung von 0·7%, Fig. 2 A vor, Fig. 2 B nach Auspumpen der Luft.

Dasselbe Prinzip des Entstehens weißer Flächen ist übrigens in der Blütenwelt auch noch in anderer Weise verwendet. Jedermann kennt das Weiß der Baumwolle und der Botaniker weiß, daß die Fäden derselben unter dem Mikroskop als glasig durchsichtige Gebilde erscheinen. Solche weiße Behaarung zeigen nun auch manche Blüten. Es hat mich interessiert, bei einer recht auffallenden »Blüte« dieser Art, dem Edelweiß (*Gnaphalium leontopodium*), den Brechungsindex eines solchen frischen Pflanzenhaares zu bestimmen. Es geschah mit Hilfe des Mikrorefraktometers¹ und ich fand denselben um die Zahl

$$n = 1\cdot5492.$$

Auch an der getrockneten Baumwolle, wie sie als Brun'sche Watte in Handel kommt, fand ich nur einen spurweise höheren Brechungsindex. Dort hat man es aber mit einem lebenden Gebilde zu tun, dem Faden, der noch mit der Zelle im organischen Zusammenhang steht, wie ich das in der Fig. 3 von derselben »Blüte« im frischen Zustande gezeichnet habe. Die gefundene Zahl liegt auch innerhalb der Werte, welche Holzfasern zeigen.² Es ist also eine besondere Leistung der Natur, an der lebenden Blüte ein Gebilde von so bedeutendem Brechungsindex und damit das schöne Weiß an derselben hervorzubringen. Ich spreche hier natürlich von den nicht den eigentlichen Blüten angehörigen Blättern, die den Stern des Edelweißes bilden.

¹ Vgl. Sigmund Exner, Ein Mikrorefraktometer (Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 25). Die verwendete Flüssigkeit war ein Gemisch von Anilin und Terpentinöl.

² Vgl. die neueste Arbeit darüber: Josef Schiller, Optische Untersuchungen von Bastfasern und Holzelementen. Diese Sitzungsberichte, Bd. CXV, Abt. I, November 1906.

Eine besondere Rolle spielt aber das Tapetum auch bei farbigen Blüten. Jeder Beobachter wird bemerkt haben, daß sich diese häufig durch ganz besondere Helligkeit und Sättigung von anderen durch Pigmentfarben gefärbten Objekten auszeichnen. Man kann behaupten, daß diese auf der Wirkung des Tapetums beruhen.

Denken wir zunächst an eine durch Anthokyan gefärbte Blüte. Der Farbstoff ist wie allgemein bekannt in den Epithelzellen der inneren und der äußeren Fläche des Blütenblattes enthalten, und zwar häufig als eine klare Lösung. Er bildet, wie die Maler das ausdrücken würden, eine Lasurfarbe, im Gegensatz zur Deckfarbe, die gefärbte Partikelchen enthält. Streichen wir eine solche Lasurfarbe, z. B. eine reine Anilinfarblösung oder eine ammoniakalische Karminlösung auf einen Objektträger und legen diesen auf schwarzen Grund, so sehen wir nichts von der Farbe, legen wir ihn auf weißen Grund, so tritt die Farbe deutlich hervor. Die physikalische Eigenschaft der Flüssigkeit besteht ja darin, daß sie von den Wellen des hindurchtretenden weißen Lichtes solche von gewissen Längen ganz oder teilweise absorbiert. Der übriggebliebene Rest des weißen Lichtes macht dann auf unser Auge den Eindruck des farbigen. Der mit Lasurfarbe belegte Objektträger zeigt im auffallenden Lichte keine Farbe, weil dasselbe, sofern es das Glas passiert hat, vom dunklen Grunde absorbiert wird. Auf weißem Grunde auffallend wird dieses durch den Farbstoff hindurchgegangene, also gefärbte Licht zerstreut reflektiert, muß demnach nochmals durch den Farbstoff hindurchtreten, ehe es in unser Auge gelangt, färbt sich dadurch noch tiefer, so als hätte es eine doppelt so dicke Farbstoffschicht passiert.

Ebenso ist es nun bei den Blüten. Jedermann weiß oder kann sich leicht davon überzeugen, daß ein Blütenblatt einer intensiv rot gefärbten Pelargonie, in geschickter Weise zerrissen, eine mittlere weiße Schicht zeigt, der innen und außen eine viel dünnere rote Schicht anliegt. Zieht man diese ab und bringt sie unter das Mikroskop, so erkennt man, daß jede aus einer einzigen Lage von diffus gefärbten Epithelzellen besteht. Die Färbung dieser Epithellage macht sofort einen anderen Eindruck, wenn sie von der Unterlage abgehoben ist, die Farbe ist weniger

intensiv und die Schichte ist nun durchscheinend geworden. Die Farbenintensität des Blattes sowie die Opazität desselben beruhte also auf der Tapetumschichte. Davon kann man sich auch in der einfachsten Weise dadurch überzeugen, daß man das Blatt oder die ganze Blüte unter die Luftpumpe bringt, wie wir das oben von der Hyazythenblüte besprochen haben. Denn das Tapetum ist auch bei der Pelargonie durch Luft bedingt.

Versuch vom 7. Oktober 1898. Das Blütenblatt einer intensiv rot gefärbten Pelargonie wird durch Zerreißen so gespalten, daß stellenweise die weiße Tapetumschichte nur mit einer Epithelschichte in Verbindung bleibt. Ein solches Stück, in eine ClNa -Lösung von 0.7% gelegt, erscheint fast undurchsichtig und man kann unter dem Mikroskope beobachten, wie die Flüssigkeit, zwischen die Zellen vordringend, ruckartig aus kleineren Luftblasen größere entstehen läßt, welche, dann allmählich ihre unregelmäßige Form verlierend, rundlich werden und endlich aus dem Gewebe ganz heraustreten, während dieses an manchen Stellen früher, an anderen später durchscheinend wird.

Ich habe nun sechs Stückchen solcher einseitig von ihrem roten Epithel befreiter Blütenblätter in die genannte ClNa -Lösung eingelegt, drei von ihnen unter die Luftpumpe gebracht. An diesen verschwand die weiße Tapetumschichte vollständig, sie waren alsbald durchscheinend, während die drei Kontrollproben sich in derselben Zeit nicht merklich geändert hatten. Nur unter dem Mikroskope war bei den ersteren doch da und dort eine Spur von zurückgebliebener Luft zu bemerken. Übrigens dauerte der ganze Versuch kaum länger als 15 Minuten.

Eine solche Tapetumschichte, durch lufthältiges Gewebe gebildet, haben nun sehr viele Blütenblätter. So sah ich es bei der Rose, der Sonnenblume, beim Flieder etc., auch beim Gartenveilchen und konnte zufällig an diesem letzteren eine Beobachtung machen, die unter entsprechenden Verhältnissen wohl auch an anderen Blüten möglich sein wird. Hat man nämlich ein kleines Stück luftgefüllten Tapetums unter dem Mikroskope, so kann man im Laufe von Minuten oder Viertelstunden das gänzliche Verschwinden der Luft auch ohne Luftpumpe beobachten, wobei auch wieder die Flüssigkeit ruckweise in die unregelmäßig geformten Räume eindringt. Die Luft löst sich in der umspülenden Flüssigkeit gänzlich auf. Es war offenbar die verwendete Kochsalzlösung sehr arm an aufgelöster Luft.

Würde bei einer z. B. roten Blüte das Tapetum fehlen oder hätte man durch die Luftpumpe die Luft aus derselben entfernt, so erscheint die Blüte immer noch rot, auch im auf-

fallenden Lichte. Denn es befinden sich im Blütenblatt noch immer verschiedene optische Medien (Zellwand und Zellflüssigkeit etc.), deren Brechungsindices ungleich sind und die somit ähnlich wirken wie das Tapetum. Es ist nur die Verschiedenheit derselben eine geringere.

Es gibt nun auch Blüten, die keine mittlere Schichte haben, welche den Namen Tapetum verdienen würde. So habe ich eine als Zierpflanze gezogene große Orchidea untersucht, deren Blütenblätter trotz bedeutender Dicke eigentümlich durchscheinend »fleischig« waren, was, wie auch die mikroskopische Untersuchung bestätigte, auf dem Mangel einer Tapetumschichte beruhte. Diese Beschaffenheit der Blüten ist bei vielen großen Orchideen zu beobachten. In ihr ist der Umstand begründet, den R. von Wettstein¹ auf einer brasilianischen Reise beobachtet hat, daß solche Blüten im auffallenden Lichte unscheinbare Farben zeigen, im durchfallenden Lichte aber, indem sie sich vom Himmel abheben, große Farbenpracht entwickeln.

In den früher angeführten Fällen besteht die Tapetumschichte aus farblosen Zellen, zwischen denen die Luft eingelagert ist. Es gibt aber auch ganz ähnliche Tapetumlagen, nur enthalten die Zellen farbige Einschlüsse, und zwar habe ich solche nur von gelber Farbe in gelben oder orange gefärbten Blüten gefunden.

So zeigt Fig. 4 die stark reflektierende, aber gelblich erscheinende Tapetumlage des Blütenblattes einer *Caltha palustris*, von welcher die innere und die äußere Epithelschichte abgezogen war. Von dieser Tapetumlage ist nur gezeichnet, was sich in der Ebene der Einstellung befand. Man sieht polygonale Zellen, welche Lücken (*l*) zwischen sich lassen, aus welchen die Luft, abgesehen von einer kleinen Stelle bei *a*, durch Kochsalzlösung verdrängt worden ist. Die Zellen aber enthalten rundliche, mehr oder weniger granuliert erscheinende Körperchen von gelber Farbe (Chromatophoren), offenbar die Quelle für die Färbung der Schichte.

Auch in dem mit freiem Auge weiß erscheinenden Tapetum der Kapuzinerkresse (*Tropaeolum majus*) fand ich nach Ent-

¹ Vegetationsbilder aus Südbrasilien. Wien und Leipzig bei Deuticke 1904.

fernung der Luft in den dann sichtbar werdenden Zellen ebensolche Einschlüsse, die aber noch intensiver, wie Gummigutt, gefärbt waren. Man hat es hier offenbar mit Anthoxanthin zu tun.

Ein eigentümliches Tapetum, das mehr wie die bisher geschilderten lufthaltigen Zellagen an das Tapetum vieler Wirbeltiere erinnert, fand ich bei *Ranunculus acer*. Zwischen den beiden gelb gefärbten Epithelien liegt hier ein aus polygonalen Zellen bestehendes Parenchym, das, mit freiem Auge betrachtet, weiß erscheint, ebenso wie andere solche Lagen Luft in den Intercellularräumen enthält, wenn auch, wie mir scheint, in viel geringerer Quantität, als man das zu sehen gewohnt ist; außerdem aber sind die Zellen mit einer körnigen Masse vollkommen erfüllt, so daß ihre Grenzen zunächst gar nicht erkennbar oder nur durch die Luftspalten angedeutet sind. Diese körnige Masse wirkt als Tapetum, denn wenn man ein Blatt von *Ranunculus acer* oder ein Stück desselben unter der Luftpumpe auspumpt, so entweicht bis auf geringe Spuren die Luft aus den Intercellularräumen, das Blatt verliert aber seine Opazität nicht. Es ist kaum merklich durchscheinender geworden; und wenn man unter dem Mikroskop eine Stelle aufsucht, an welcher gar keine Luft zurückgeblieben ist, so erscheint auch diese noch im auffallenden Lichte recht hell, natürlich im durchfallenden dunkel. Die Körnchenmasse wirkt also nach Art eines Tapetums.

In Fig. 5 ist ein Stück eines solchen Blütenblattes abgebildet, das gespalten worden war. Es zeigt in seinem oberen Teile die gelben Epithelzellen in unscharfer Einstellung, im unteren Teile ist auf dem Epithel noch Mesenchymmasse aufgelagert. Man sieht darin die Lufträume (schwarz) und das körnige, ziemlich dunkle Tapetum. Da, wo dasselbe nicht auf dem Epithel aufliegt (bei *a*), erscheint es farblos. Das Präparat war nicht ausgepumpt, lag in verdünntem Glycerin und ist so abgebildet, wie es im durchfallenden Licht erscheint.

Meine Bemühungen, die chemische Natur dieser Körnchen zu bestimmen, blieben lange erfolglos. Diese fallen beim Zerzupfen des Gewebes leicht aus den Zellen, schwimmen dann in der umgebenden Flüssigkeit, indem sie Brown'sche Molekular-

bewegung zeigen, pflegen mehr oder weniger oval zu sein und haben dann einen Längsdurchmesser von 0·002 bis 0·004 *mm*. Ihr Querdurchmesser beträgt zirka zwei Dritteile des Längsdurchmessers. Sie färben sich nicht mit Eosin¹ und mit Methylenblau, sind unlöslich in Eisessig, Alkohol und Äther, werden aber sofort unsichtbar bei Zusatz von Chlorwasserstoffsäure oder von Natronlauge. Läßt man ein ganzes Blatt 36 Stunden in verdünnter Chlorwasserstoffsäure liegen, so ändert das nichts im Aussehen der Körnchen, augenscheinlich weil die Säure die Epithelien nicht durchsetzt. Läßt man die Salzsäure aber auf ein zerzupftes oder gespaltenes Blatt einwirken, so verschwinden die Körnchen und es werden nun die Membranen der Zellen sichtbar, in denen sie gelegen waren.

Endlich erkannte ich, daß diese Körnchen aus Stärke bestehen, indem ich sie auf Zusatz von J blau oder doch purpurfarbig werden sah, und fand weiter, daß diese Beobachtung schon von Schimper² an *Ranunculus Steveri* gemacht worden ist und daß dieser Forscher auch schon die reflektierende Wirkung der Schichte erkannt hat, wenn, wie wir später sehen werden, dabei auch der Irrtum unterlaufen ist, als beruhe auf dieser Schichte die spiegelnde Reflexion des Blumenblattes. Ich habe dann später auch an *Ranunculus Steveri* die Stärke nachweisen können und vermute, daß in jenen Blüten, in denen die Körnchen keine eigentlich blaue Farbe mit J geben, sie aus einer dextrinartigen Vorstufe der Stärke bestehen. Daß sie auf Zusatz von Salzsäure und von Natronlauge unsichtbar werden, beruht wohl auf einer durch ihre Kleinheit begünstigten Quellung.

Sehr merkwürdig ist, daß die nahe verwandten und im optischen Eindruck sehr ähnlichen Blüten von *Caltha palustris* und von *Trollius europaeus* dieses eigentümliche körnige Tapetum nicht zeigen. Wenn man wollte, könnte man allerdings die oben geschilderten gelben Einschlüsse im Mesophyll von *Caltha palustris* als genetisch verwandt mit jenen von *Ranun-*

¹ Auch nicht, wenn man sie 24 Stunden in einprozentiger Eosinlösung liegen läßt.

² Pringsheim, Jahrbücher der Botanik, Bd. 16 (1885).

culus acer betrachten, aber physikalisch verhalten sie sich ganz anders; ihre Wirkung als Tapetum kommt nicht in Betracht.

II. Additionsfarben.

Als solche bezeichne ich Färbungen, die dadurch zustande kommen, daß flächenhaft nebeneinander Felder von verschiedener Farbe oder verschiedener Sättigung vorhanden sind, von denen jedes seine Farbe ins Auge entsendet, diese Felder aber so klein sind, daß sie nicht voneinander unterschieden werden können. Es summiert sich dann der Gesamteindruck der Felder so, wie er sich bei größeren Feldern auf dem Farbenkreisel summiert. Ein Schachbrettmuster von weißen und schwarzen Quadraten, in die Entfernung gebracht, in welcher die Netzhautbilder der Quadrate zu klein werden, um einzeln erkennbar zu sein, macht den Eindruck einer Fläche von mittlerem Grau; haben aber die Quadrate z. B. rote oder blaue Farbe, so entsteht der Eindruck des Purpur oder Violett usw. Ein mit zahlreichen bunten Blumen besetzter Wiesenhang zeigt in der Entfernung die Mischfarbe derselben und des grünen Grundes.

Zahlreich sind gefleckte oder getigerte Blüten, die in entsprechender Entfernung die Zeichnung nicht mehr erkennen lassen, sondern die Additionsfarbe zeigen. Im eigentlichen Sinne möchte ich aber diesen Namen nur da anwenden, wo auch in der nächsten Nähe die verschieden gefärbten Felder wegen ihrer Kleinheit nicht unterschieden werden können, d. i. wenn verschieden gefärbte Zellen nebeneinander stehen.

Als Beispiel könnte der »Türkenbund« (*Lilium Martagon*) genannt werden, dessen Perigonblätter ein sehr ungesättigtes Purpur zeigen, auf welchem als Farbe des Grundes dunklere Purpurflecken liegen. Dieser weißlich-purpurne Grund verdankt nun seine Farbe nicht, wie man nach dem oben angeführten Beispiele der Pelargonie erwarten könnte, einem sehr geringen Gehalt seiner Epithelzellen an Anthokyan, sondern dem Umstande, daß sehr viele derselben überhaupt nicht merklich oder kaum merklich gefärbt sind, andere aber recht reichlich Anthokyan enthalten. Nur wo die letzteren in großen zusammenschließenden Gruppen vereinigt sind, wird ihre tiefere Farbe

für das freie Auge sichtbar und sie bilden dann die roten Flecken.

Oder es kann als Beispiel eine Strohblume (Hüllblättchen von *Helichrysum*) angeführt werden, die in ihrem Grundton gelb ist, deren äußere Blätter aber rötlich, an ihren Rändern fast rot sind. Diese als ein liches Rotbraun zu bezeichnende Farbe verdanken sie langgestreckten Zellen, von denen manche gelb, manche intensiv rot gefärbt sind, so daß oft eine der letzteren ganz von den ersteren umgeben ist. An den stärker rot gefärbten Stellen des Blattes überwiegen natürlich die roten Zellen, die aber immer noch gemischt mit gelben zu sein pflegen.

An der Außenfläche des Blütenblattes eines Gartenmohnes bemerkte ich auf zinnoberrotem Grunde eine violette Aderung und andere Stellen von violetterm Ton. Bei der Untersuchung zeigte sich das Violett bedingt durch ein Nebeneinander von roten und blau bis violett gefärbten Zellen; siehe Fig. 6, *a*. (Es ist hervorzuheben, daß die blauen Zellen sehr rasch ihre Farbe gegen ein Purpur hin veränderten und ich sie in diesem Stadium naturgetreu wiederzugeben suchte.) Hier ist also ein Violett aus Blau und Rot gemischt, wie man diese Farbe auf dem Farbkreis zu mischen pflegt.

Additionsfarben kommen aber auch dadurch zustande, daß die zwei Pigmente, deren Farben sich summieren, in derselben Zelle liegen. So besteht das Epithel der inneren Fläche des Perigons bei der rotgelb blühenden Kapuzinerkresse aus kegelförmigen Zellen, die hauptsächlich an ihrer verbreiterten Basis, aber auch höher oben bis (bei einzelnen Zellen) in die äußerste Spitze gelbpigmentierte Körnchen (Carotin) enthalten, außerdem aber mit einem diffus rot gefärbten Zellsaft erfüllt sind. Das erstgenannte Pigment sendet zweifellos einen wenn auch recht geringen Anteil des einfallenden Lichtes als gelb gefärbtes zurück, schon wegen der Reflexion, die an der zweiten Grenzfläche jedes solchen an der Spitze der Zellen gelegenen Chromatophors eintreten muß. Der rote diffuse Farbstoff wirkt, indem er dem Lichte, welches von den an der Basis der Zelle reichlich angehäuften gelben Körnchen, insbesondere aber vom Tapetum reflektiert wird, auf dem Her- und Hinweg gewisse Lichtwellen durch Absorption entnimmt, so daß dieses in seiner Färbung

modifizierte Licht sich nun zu dem ersten, gelb gefärbten summiert.

Von der Art dieser Modifikation der Färbung (Subtraktionsfarbe) soll alsbald die Rede sein.

Ganz ähnlich fand ich die Verhältnisse bei der Levkojenart, die man bei uns Goldlack zu nennen pflegt, nur ist hier noch viel mehr des körnigen gelben Pigmentes in den Kegelspitzen angehäuft und ist der diffuse Farbstoff mehr kirschrot gefärbt als bei der Kapuzinerkresse. Es gibt Stellen, an welchen dieser nur in sehr geringer Menge in den Zellen enthalten ist oder ganz zu fehlen scheint; es sind das jene, die in der Blüte nicht mehr orangebraun, sondern mehr oder weniger goldgelb erscheinen. Die Fig. 6 *b* zeigt eine solche Stelle am Übergang zwischen den beiden Farben.

Noch deutlicher fand ich das Prinzip der Additionsfarbe für den Fall, daß beide Pigmente in derselben Zelle liegen, ausgesprochen bei einem Gartenstiefmütterchen, das in seinem Grundton ähnliche Färbung zeigte wie der Goldlack. Auch hier waren kegelförmige Epithelzellen mit diffusem, purpurfarbigem und körnigem, an der Basis gelegenen gelben Pigment vorhanden, nur waren die Kegel verhältnismäßig schmal und die Basen zu Fußplatten verbreitert, wie diese Form die zwei Kegel der Fig. 7 *a* zeigen. Diese gehören einem Stiefmütterchen von anderer Farbe an. Man denke sich aber den in der genannten Figur versinnlichten blauen Farbstoff durch roten ersetzt, so erkennt man, daß nur der Teil des Lichtes, welcher durch die Länge der schmalen Kegel hindurchgeht, die Farbe des Anthokyans annehmen wird, während der Teil, der die verbreiterten Fußplatten der Kegel trifft, nur eine unbedeutende Farbschicht passieren muß, bis er vom gelben Pigment gefärbt und dann, wesentlich als gelbes Licht reflektiert, ins Auge gelangen wird. Hier besteht also die Blütenfläche, wenn man sie bei passend auffallendem Licht untersucht, aus einem Netze von gelber Farbe, dessen Maschen die Subtraktionsfarbe der beiden Pigmente zeigen; diese beiden Farben mischen sich auf der Netzhaut zur Additionsfarbe des bräunlichen Orange.

Hervorheben will ich, daß auch das Chlorophyll als Summand bei den Blütenfarben auftreten kann. Unter den

mannigfaltig gefärbten, künstlich gezüchteten Chrysanthemen gibt es auch gelbgrüne.

Die Untersuchung einer solchen ergab, daß sich in den Blütenblättern innerhalb der Zellen Chlorophyllkörner befinden, die jenen der Laubblätter bei derselben Pflanze gleichen, nur vielleicht etwas weniger intensiv gefärbt sind, wenigstens weniger intensiv als gewisse Chlorophyllkörner der Laubblätter. Es ist also die grüne Farbe jedenfalls durch Chlorophyll verursacht, doch kann ich nicht bestimmt sagen, ob die Nuance der Blütenfarbe nach Gelb daher rührt, daß die Körner nicht die gewöhnliche grüne, sondern eine gelbgrüne Farbe haben (durch Beimischung eines dem Chlorophyll verwandten Körpers, vielleicht auch, weil sie aus einem solchen und nicht aus echtem Chlorophyll bestehen) oder daher, daß sie zwar echte Chlorophyllkörner sind, die aber, zumal sie spärlicher sind wie in den Laubblättern, einen diffusen, in den Zellen enthaltenen gelben Farbstoff zur Wirkung kommen lassen, der so wenig intensiv ist, daß man ihn unter dem Mikroskope nicht wahrnehmen kann.

III. Subtraktionsfarben.

H. v. Helmholtz¹ hat zuerst auf den wesentlichen Unterschied hingewiesen, der zwischen der Mischung zweier Farben auf dem Farbkreis oder, wie wir hinzufügen können, durch Nebeneinanderstellen derselben in hinlänglich kleinen Feldern (die eben besprochenen Additionsfarben) obwaltet und der Art der Mischung, wie sie die Maler ausführen, indem sie zwei pulverisierte Pigmente mischen und dieses Gemisch auftragen. Er machte darauf aufmerksam, daß im letzteren Falle von den im Spektrum des einfallenden weißen Lichtes enthaltenen Strahlen das erste Pigment einen Anteil absorbiert und von dem nun zurückbleibenden Rest das zweite Pigment abermals einen Anteil absorbiert. Was von dem Spektrum noch als Rest bleibt, ist durch seine Wellenlängen und durch seine Intensität bestimmend für den Farbeindruck,

¹ Physiologische Optik, I. Auflage, p. 274.

den es auf unser Auge macht. Wiewohl also die Farbe jedes Pigmentes dadurch zustande kommt, daß dasselbe von dem Spektrum des weißen Lichtes einen Teil wegnimmt, spricht doch Helmholtz in diesem Falle, wo das zweite Pigment von dem Reste des Lichtes nochmals einen Teil absorbiert, von der Entstehung der Mischfarbe durch Subtraktion und so will auch ich die nach solchem Prinzip entstandenen Blütenfarben als Subtraktionsfarben bezeichnen. Schon aus den vorstehenden Beispielen von Additionsfarben geht hervor, daß die Subtraktionsfarben in der Blütenwelt sehr verbreitet sind.

a) Das Schwarz der Blüten.

Es wurde schon erwähnt, daß ich bei keiner Blüte ein schwarzes Pigment fand und doch ist es ein nicht seltenes Vorkommen, daß wenigstens einzelne Teile von Perigonblättern ein tiefes Schwarz zeigen. So steht in meinen Notizen, daß ich am 8. April 1900 in einer Blumenhandlung eine Tulpe erhielt, deren Blütenblätter an ihrer inneren Fläche einen zungenförmigen Fleck von tief schwarzer Farbe tragen. Ich habe versucht, dieses Blatt in Fig. 8 farbengetreu wiederzugeben. Es war ein »tiefes neutrales Schwarz, wie an einem gut gewachsenen Stiefel«. Bei günstiger Beleuchtung zeigte das Schwarz einen bläulichen Oberflächenschimmer. Auch dieser wurde farblos bei künstlicher Beleuchtung (elektrischem Glühlicht).

Ganz gleiches sah ich an einer als Gartenpflanze gezogenen Mohnblüte, die ebenfalls eine schwarze — wie Schuhwicks glänzende — Zunge an jedem Blatt trug. Auch der wild in unseren Kornfeldern wachsende rote Mohn zeigt solche Zeichnungen, die bei oberflächlicher Betrachtung gewöhnlich den Eindruck des Schwarz machen, bei genauer Prüfung wenigstens bisweilen ein neutrales Schwarz erkennen lassen.

Am häufigsten findet man solches Schwarz an unseren Gartenstiefmütterchen (Violen), die ja die verschiedensten Färbungen haben, aber jene Zeichnung fast immer in dunklerem bis schwarzem Ton aufweisen.

Nahezu überall, wo ich dieses Schwarz untersuchte, verdankt es seine Entstehung dem Umstande, daß zwei Pigmente übereinander liegen, von denen das eine alle Lichtwellen

absorbiert, die das andere nicht absorbiert hat. Es folgt daraus, daß die beiden Pigmente, jedes für sich betrachtet, komplementär gefärbt sein müssen, was die Erfahrung auch bestätigt. Es wäre aber ein Mißverständnis, würde man diesen Satz umdrehen und sagen, wo zwei komplementärgefärbte Pigmente übereinander liegen, müsse ein Schwarz resultieren. Würde z. B. ein Pigment nur das Gelb bestimmter Wellenlängen absorbieren, so erschiene es blau; würde das darunterliegende Pigment nur das Blau jener Wellenlängen absorbieren, die dem absorbierten Gelb komplementär sind, so erschiene es von der komplementären gelben Farbe. Beide Pigmente ließen aber immer noch eine Menge anderer Lichtwellen passieren, die zusammengenommen den Eindruck eines lichtschwachen Weiß, d. h. eines Grau machen würden.

Ich erwähne diesen Umstand, weil er in der Natur verwirklicht ist. Häufig sieht man an Blüten graue bis schwärzliche Töne besonders an Aderungen, oder graue bis schwärzliche Töne mit einem Stich in diese oder jene Farbe, welches hellere oder dunklere Grau dann dem genannten Umstand seine Entstehung verdankt. Es ist dabei zu erwägen, daß die Farbtöne, welche wir Braun zu nennen pflegen, lichtschwaches Rot, Orange, Gelb und deren Zwischenstufen sind, also durch Mischung dieser Farben mit Schwarz oder Grau entstehen. Lichtschwaches oder mit Schwarz gemischtes Grün, Blau und Violett nennen wir Olivengrün, Dunkelblau und Dunkelviolett.

Bei der mikroskopischen Untersuchung jenes Tulpenblattes ergab sich folgendes: an der inneren Oberfläche des Teiles desselben, der die schwarze Zunge darstellte, fand sich eine Lage langgestreckter intensiv und diffus blau gefärbter Zellen; darunter eine Schichte ebenso geformter intensiv gelber Zellen. Es sind also zwei exquisite Komplementärfarben; da, wo die schwarze Zunge aufhörte, fehlt natürlich der blaue Farbstoff, wodurch die gelbe Umrahmung des schwarzen Fleckes zustande kommt. Betrachtet man das Blatt an der Außenseite, so kann man nur Andeutungen des schwarzen Fleckes erkennen, es erscheint vielmehr der Hauptfarbe entsprechend rot, teilweise gelb, letzteres da, wo die Außenseite mit gelben, nicht mit roten Zellen überkleidet ist.

Eine ganz merkwürdige physikalische Grundlage für die Erscheinung des Schwarz glaube ich bei jenem oben erwähnten Gartenmohn beobachtet zu haben, dessen Grundfarbe ein Fleischrot war und an dessen schwarzer Zunge, die vollkommen den Eindruck wie die der Tulpe machte, das Epithel nur aus rot gefärbten Zellen bestand. Darüber lag aber eine aus kleinen zyanblau gefärbten Körnchen bestehende Schichte, in der ich keine Zellenstruktur erkennen konnte, die sich auch abschaben ließ und mir den Eindruck machte, als bestünde sie aus einer Art Ausschwitzung jener Zellen. Um mich zu überzeugen, daß dieser krümelige Belag sich außerhalb der Zellen befindet, härtete ich den betreffenden Teil des Blattes in Alkohol, schloß in Celloidin ein und fertigte Schnitte senkrecht auf die Blattoberfläche an. Auch unter diesen Umständen bekam ich den Eindruck, daß die krümelige Masse an der Oberfläche liegt, nur hat sich die Farbe derselben durch die Konservierung in eine bräunliche verwandelt.

Ich hegte von Anfang an gegen diese Beobachtung, nach welcher der eine Farbstoff nicht in Zellen liegen soll, ein gewisses Mißtrauen und wurde darin bestärkt, als ich, die analogen schwarzen Flecken beim Feldmohn untersuchend, sie durch intensiv purpur gefärbte langgestreckte Epithelzellen bedingt fand. Es war mir später nicht möglich, an anderen Blüten des Gartenmohns jene Beobachtung zu bestätigen, fand vielmehr immer die Verhältnisse ähnlich wie beim Feldmohn.

Wie dem nun immer sei, wir sehen wieder das Schwarz als Subtraktionsfarbe zweier komplementär gefärbter, übereinander gelagerter Pigmentschichten bedingt. Die Komplementärfarben sind hier Rot und Cyanblau. Dabei ist hervorzuheben, daß unter den beiden Schichten auch hier das Mesenchym als Tapetum wirkt, daß also allein durch diese beiden Schichten das einfallende Licht merklich vollständig absorbiert wird.

Beim Feldmohn findet sich entsprechend der Zunge nicht nur an der Innen-, sondern auch an der Außenseite des Blütenblattes ein schwarzer Fleck, und am distalen Rande der Zunge wird das Tapetum als weiße Umrandung desselben sichtbar.

Den reichsten Stoff zur Untersuchung der Entstehung des Schwarzes bieten wohl die zungen- und streifenartigen

Zeichnungen der Blätter unserer Gartenviolen, die ja in den mannigfaltigsten Farbenvariationen vorkommen. Nicht immer sind diese Flecken schwarz, sie zeigen vielmehr häufig noch Reste von Farben, Braun, Violett etc. Oft aber findet man sie oder Teile von ihnen auch so vollkommen schwarz, daß man nicht sagen kann, ob sie einen Stich nach den warmen oder den kalten Farben zeigen. So habe ich mich besonders bei gelben Stiefmütterchen wiederholt davon überzeugt, daß die schwarzen Stellen von kegelförmigen Epithelzellen gebildet sind, die aufgelösten blauen Farbstoff enthalten, und außerdem, hauptsächlich an ihrer Basis angehäuft, körniges gelbes Pigment. Hier liegen also beide Farbstoffe in denselben Zellen (Fig. 7, *b*).

Ich habe oben von der Additionsfarbe eines Stiefmütterchens berichtet, welche als Grundfarbe das Braungelb des Goldlackes hatte, entstanden, indem sich die gelbe Farbe von der verbreiterten Basis der Zellen zu der Farbe summierte, welche entsteht, wenn das Licht durch den gelösten Farbstoff der schmalen Kegelspitzen und das darunter gelagerte gelbe Pigment hindurchgeht (siehe Fig. 7, *a*). Diese Farbe kennen wir jetzt als Schwarz, Braun oder Dunkelblau, je nach dem Mengenverhältnisse der an dieser Stelle in den Zellen liegenden Pigmente. Es ist nun interessant, daß die schwarzen Zungen dieser selben Blätter dadurch charakterisiert waren, daß die Kegel der Zellen auffallend breiter waren (Fig. 7, *b* von der schwarzen Zunge, *a* von dem übrigen Teile desselben Blattes) als an den übrigen Stellen des Blumenblattes. Wie leicht einzusehen, gab es jetzt nur mehr die restlose Subtraktionsfarbe, das Schwarz. Ob etwa auch die Pigmentierung eine tiefere ist, ist schwer mit Sicherheit zu beurteilen.

Ich habe schon erwähnt, daß der Eindruck des Schwarz oder doch eines nahezu neutralen Schwarz, auch bloß durch sehr konzentrierte Anthokyanlösung zustande kommen kann. So untersuchte ich eine Gartenviole, deren Farbe sich am besten mit der des »schwarzen« Seidensamtes vergleichen läßt, der nur an Falten und bei günstigen Beleuchtungsverhältnissen einen Stich ins Blaue zeigt. Es ergab sich, daß die Farbe durch eine sehr konzentrierte Lösung purpurfarbigen Anthokyans

bedingt ist, die sich in den kegelförmigen Zellen der Epidermis befindet, und durch ebenda abgelagerte, große, kugelförmige Gebilde, teils einzeln, teils aber auch mehrere, ja zahlreiche in jeder Zelle, die wegen ihres Lichtbrechungsvermögens an Fetttropfen erinnern, aber dunkel purpurfarbig sind. In 0·7prozentiger CNa-Lösung untersucht, schwindet zunächst der gelöste Farbstoff, während die Tropfen noch gefärbt zurückbleiben, dabei, ihre glatte Oberfläche mehr und mehr einbüßend, krümelig werden. Der Farbstoff in diesen Blüten ist so reichlich vorhanden, daß frische Schnitte, in Kochsalzlösung gelegt, sich alsbald mit einem purpurnen Hof umgeben, der mit freiem Auge sichtbar ist.

Einen anderen Farbstoff fand ich aber in dieser Blüte oder doch an den genannten Stellen der Blütenblätter nicht.

β) Anderweitige Subtraktionsfarben.

Da die in der Natur verwendeten Farbstoffe wesentlich die Anthokyanen in ihren Abstufungen von Rot bis Blau und das fast keine Abstufungen zeigende Carotin sind, so können sich auch die durch diese Farbstoffe bedingten, durch Subtraktion entstandenen Farbentöne nur innerhalb verhältnismäßig enger Grenzen bewegen; und da weiter die Helligkeit durch die Subtraktion immer nur vermindert werden kann, so sind es die nach Braun neigenden stumpfen Farben, mit denen man es zu tun haben wird.

Die Untersuchung der gewöhnlich braun genannten, in Wirklichkeit ein wenig gesättigtes, dunkles Purpur als Hauptfarbe zeigenden Blüte der *Gentiana pannonica* ergab, daß sie diese Farbe langgestreckten Epithelzellen verdankt, die in ihrem Inneren gelöstes Anthokyan und außerdem in Körnerform strohgelbes Pigment enthalten. Das erstere hat in verschiedenen Zellen wechselnde Töne, von Rot bis Blau, das letztere scheint überall dieselbe Farbe zu haben, die sich von der des gewöhnlichen Carotins durch einen Stich ins Grüne unterscheidet. Dabei überwiegt die Wirkung des Anthokyans über die des gelbgrünen Farbstoffes. Die Körner des letzteren liegen größtenteils so sehr an der Oberfläche der Zelle, daß wohl auch das

von ihnen reflektierte Licht direkt, d. h. ohne eine nennenswerte Schichte des Anthokyans passiert zu haben, ins Auge gelangt, so daß man es hier zugleich mit einer Additionsfarbe zu tun hat, was die geringe Sättigung erklärt.

Soweit sich aus den Farben der Pigmente vermuten läßt, verhält sich die Sache also folgendermaßen: Indem das weiße Licht durch das gelöste Anthokyan hindurchgeht, verliert es hauptsächlich grüne und gelbe Strahlen, indem es durch die tiefer gelegenen gelben Pigmentkörper geht, verliert es weiter hauptsächlich blaue Strahlen; dasselbe geschieht nach der Reflexion, so daß in das beobachtende Auge hauptsächlich die roten und violetten Strahlen zurückkehren, diese aber in geringer Intensität, weil das Anthokyan sowie das gelbe Pigment sicher auch einen Teil der roten und violetten Strahlen absorbiert. Die durch die oberflächlich gelegenen gelben Körnchen reflektierten, auf das Auge den Eindruck des Gelbgrün machenden Strahlen addieren sich zu den aus der Tiefe kommenden, den Eindruck des Purpurs erzeugenden und geben, da Purpur und Gelbgrün Komplementärfarben sind, miteinander ein Weiß. Da aber viel mehr Purpurfarbe als Gelbgrün vorhanden ist, so wird nur ein Teil des ersteren neutralisiert, so daß das ungesättigte und zugleich dunkle Purpur der Blüte resultiert.

Es sei bei dieser Gelegenheit erwähnt, warum ich die Entstehung der Farben nicht messend, nach dem Prinzip der Spektrometrie, verfolgt habe. Es hätte das für meine Zwecke nur eine Bedeutung, wenn ich die Spektren der Farbstoffe in den einzelnen Zellen in bezug auf die relative Intensität der einzelnen Wellenlängen studiert hätte. Das würde aber ein Mikrospektrophotometer voraussetzen, dessen Konstruktion zwar prinzipiell möglich scheint, aber doch einen außerordentlichen Aufwand an mechanischer Technik voraussetzt. Zweitens aber würde man auch dann nur die Farbe einer mikroskopisch kleinen Stelle analysieren müssen, da in einem Blütenblatt die Farbe der einzelnen nebeneinander stehenden Zellen kaum je gleich zu sein pflegt. Außerdem sind die Farben des Anthokyans in hohem Grade veränderlich von Minute zu Minute, so daß auch aus diesem Grunde ein wertvolles Resultat der mühsamen Untersuchung nicht zu erwarten war. Andererseits aber kennt

man die Mischungsgesetze der Pigmentfarben so genau, daß man dieselben doch nur auf die vorliegenden Pigmente anzuwenden brauchte. Dabei können freilich Irrtümer vorkommen, da bekanntlich derselbe Farbeindruck durch Gemische von Licht verschiedener Wellenlängen erzeugt werden kann. Diese Irrtümer können aber nicht von nennenswerter Bedeutung sein, weil ja die Spektren der Blütenfarben keine scharfen Absorptionsbänder haben, sondern durch unscharfe stärkere und schwächere Verdunkelungen großer Anteile des Spektrums charakterisiert sind.

Ähnlich wie bei *Gentiana pannonica* fand ich die Verhältnisse bei einer als Gartenpflanze gezogenen Lilienart, die dem wilden »Türkenbund« (*Lilium Martagon*) nahesteht und deren Blütenblätter auf orangegelbem Grunde hirsen- bis hanfkorn-große, braune, warzenartig vorspringende Flecken haben. Es ergab sich, daß am Orte dieser Flecken auf einer tieferen Schichte durch gelbe Körnchen pigmentierter Zellen eine Lage von langgestreckten, am Schnitte kuppelförmig vorgewölbten Epithelzellen liegt, die violette Anthokyan im gelösten Zustand enthalten, und außerdem auch, besonders in ihrem basalen Anteil, ähnliche gelbe Körner wie in der tieferen Schichte. Am orangegelben Grunde fehlen diese durch Färbung und Gestalt ausgezeichneten Epithelzellen und machen anderen, gelb gekörnten, Platz. Auch geht die gelbe Pigmentierung durch das ganze Mesenchym hindurch. Die braunen Flecken entstehen hier also auch wesentlich durch Absorption der gelben und grünen Strahlen (Anthokyan) sowie der blauen (gelbes Pigment), wobei auch die roten und violetten nicht ganz verschont bleiben. Nach der Farbe zu urteilen, dürfte das Orange am wenigsten absorbiert sein.

Die Blüte der Tollkirsche (*Atropa Belladonna*) gleicht in ihrer Färbung in hohem Grade der der *Gentiana pannonica*, nur ist die Innenfläche ihrer Blumenkrone noch etwas ungesättigter und zeigt ein stumpferes, d. i. mehr gegen das aus Gelb durch Mischung mit Schwarz zu erzeugende Braun, während bei letzterer das Purpur erkennbar ist. Ich war deshalb sehr überrascht zu sehen, daß trotz dieser Ähnlichkeit der Färbung die anatomischen Verhältnisse ganz andere sind.

Während bei der *Gentiana* an der Oberfläche des Blütenblattes der violette und der größte Teil des gelben Farbstoffes in einer tieferen Schichte liegt, ist es bei der Tollkirsche umgekehrt. Hier liegt der violette Farbstoff nicht einmal in den Epithelzellen, sondern unter denselben in den Zellen des Mesenchyms, die, mehr oder weniger in Reihen aneinander geordnet, luft-haltige Lücken zwischen sich lassend, mit dem ziemlich gesättigten violetten oder purpurnen, gelösten Farbstoff erfüllt sind. Darüber liegen die an der Innenfläche des Perigons kegelförmigen Epithelzellen, deren Spitzen nahezu farblos zu sein pflegen, deren Körper aber etwas diffusen und außerdem körnigen gelben Farbstoff enthält. Auch im Mesenchym finden sich zwischen den violett pigmentierten auch gelb pigmentierte Zellen und Zellreihen, beziehungsweise Zellgruppen.

Das Prinzip der Entstehung der Farbe ist also genau dasselbe wie bei *Gentiana pannonica*, denn es ist für den Farbeindruck, den das von der Blume zurückgeworfene Licht macht, gleichgültig, ob der eine oder der andere Teil des Spektrums zuerst absorbiert worden ist.

Eine als Zierpflanze gezogene *Orchidea*, die ich gelegentlich erhielt und deren prachtvolle Blüten, als Hauptfarbe gelb zeigend, nußbraun getigert waren, ergab bei der Untersuchung folgendes: Es lassen sich drei Schichten von sukkulenten Zellen unterscheiden, von denen die oberflächliche Schichte farblos ist, die mittlere gelb, indem die Zellen in ihrem Inneren gelbes Pigment enthalten, dessen Körner in Form von Reihen angeordnet sind. Die dritte Schichte besteht an den braunen Stellen des Blütenblattes aus ebensolchen gelb pigmentierten Zellen und gruppenweise gelagerten Zellen gleicher Form, die aber mit purpurrot gefärbtem Zellsaft gefüllt sind. Auch sie enthalten außerdem gelbes Pigment in Körnern. Vgl. Fig. 9 aus dem braunen, Fig. 10 aus dem gelben Teile des Blütenblattes.

Hier hat man es also, ähnlich wie schon oben unter den »Additionsfarben« besprochen wurde, einerseits mit einer Subtraktionsfarbe, entstanden nach Art der Farbe der Tollkirsche, zu tun, andererseits mit der Additionsfarbe, welche durch das Nebeneinander der purpurnen und gelben Zellen in der dritten

Schichte gegeben wird. In der Tat müßte man auf dem Farbkreis der Farbe der Tollkirsche etwas Gelb zufügen, um das stumpfe Rotbraun der Tigerstreifen dieser *Orchidea* zu erhalten.

Sie hat kein Tapetum, was die Ursache für das durchscheinende, »fleischartige« Aussehen der Blüte ist.

Interessante Färbungen der in Rede stehenden Art zeigt auch manche Species von *Iris*. So *Iris sambucina* E., deren innere Perigonblätter an ihrer Außenfläche jene Farbe haben, die man Drap zu nennen pflegt, die Farbe der Falben unter den Pferden. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die meisten Zellen gelbe Chromatophoren und weißen Zellsaft enthalten, dazwischen aber solche liegen, die zwar auch die gelben Chromatophoren, dabei aber einen violettblauen, recht wenig gefärbten Zellsaft haben. Letztere geben die Subtraktionsfarbe Grau mit einem Stich ins Rötliche. Das schwache Rot addiert sich zu dem Gelb der nebenstehenden Zellen, bildet mit diesen Orange, das nun mit dem Grau die Drapfarbe gibt. Ich habe es versucht, diese Farbe auf dem Farbkreis zu erzeugen und es gelang ganz leicht, sie aus Grau und Orange zu mischen.

An der Innenseite desselben Blütenblattes findet sich basal eine Tigerung, braun auf gelbem Grunde. Dieses Braun kommt ebenso zustande; es ist eben nichts anderes als ein dunkles gesättigtes Orange, während die Drapfarbe ungesättigt ist. Die größere Sättigung hat hier ihren Grund in dem größeren Reichtum an Farbstoff, sowohl an gelbem wie an dem purpurfarbenen. Ersterer ist in Form von dicht gedrängten, von oben betrachtet länglichen, sich gegenseitig abplattenden Körnchen an der Basis der Zellen angehäuft, letzterer erfüllt bei einzelnen, in Gruppen stehenden Zellen als kirschrote Farbe den übrigen Zellkörper. Diese Zellen geben als Subtraktionsfarbe ein rötliches Braun, das mit dem Gelb der nebenstehenden Zellen die Additionsfarbe des stumpfen gelblichen Brauns der Tigerung liefert. Es ist zu bemerken, daß diese *Iris* kein Tapetum besitzt.

Ganz ähnlich verhält sich die Sache in bezug auf die braunen Aderungen an der Innenseite des Perigonblattes von *Iris acoriformis* (Boreau), nur kommen hier die gelben Pigmentkörnchen auch in den wurstförmigen, in die Luft ragenden Fortsätzen der Epithelzellen vor; ferner in bezug auf die Aderung

des zurückgeschlagenen Perigonblattes von *Iris pseudovariegata* (Kerner), deren Epithelzellen aber mehr kuppelförmig gestaltet sind, und die von *Iris flavescens* (Dl.), in deren gefärbten Zellgruppen einzelne Zellen zu sehen sind, die, wie Fig. 11 zeigt, unter dem Mikroskop im durchfallenden Lichte den Eindruck machen, als wären sie grau. Erst bei genauer Einstellung ersieht man, daß dieses Grau dadurch zustande kommt, daß an der Basis der Zellen gelbe Chromatophoren und über ihnen ein kirschroter Zellsaft liegt. Indem dieses Grau sich mit dem Gelb solcher Nachbarzellen mischt, die des Kirschrots entbehren, entsteht das Rehbraun der Aderung. Dabei sind nicht alle anthokyanhaltigen Zellen grau, sondern es überwiegt bei einigen dieser, bei anderen der andere Farbstoff etwas, was sich dann im Gesamteindruck ausgleicht und wohl zu der Stumpfheit der Farbe, d. i. ihrem Mangel an Sättigung beiträgt. Denn die beiden Farben sind nahezu komplementär, geben also, im Auge miteinander gemischt, Weiß.

Als Beispiel einer Kombination von Additions- und Subtraktionsfarbe, wobei aber kein Grau oder Schwarz durch Absorption komplementärer Farben entsteht, kann die in unseren Gärten häufig gezogene, feuerfarbige Lilie, *Lilium croceum*, genannt werden, bei der das Epithel in allen Zellen zahlreiche gelbe Chromatophoren und in einzelnen gruppenweise stehenden derselben auch noch roten gelösten Farbstoff aufweist. In den letzteren wird von dem den Eindruck des Rot erzeugenden, durch den gelösten Farbstoff hindurchgedrungenen Wellengemisch noch der Rest des blauen Lichtes durch den gelben Farbstoff absorbiert, so daß es als verhältnismäßig sehr gesättigtes Rot ins Auge zurückkehrt und sich da mit dem gelben Lichte der Nachbarzellen mischt. Dazu kommt noch, daß bei dieser Blüte auch die Zellen der Tapetumschichte gelbe Chromatophoren führen, also auch bei der Reflexion am Tapetum eine weitere Reinigung des Lichtes von anderen Strahlen als den roten und gelben erfolgt.

Zum Schlusse dieser Darlegungen über Additions- und Subtraktionsfarben sei Schimper genannt, der schon vor vielen Jahren richtig erkannt hat, daß die braune Farbe von *Viola tricolor* und anderen Pflanzen durch »Mitwirkung roten Saftes

und gelber Chromatophoren zustande« kommt,¹ allerdings ohne sich über die Art dieses Zusammenwirkens näher auszusprechen. Auch beschreibt er schon bei einer Frucht (*Bryonia*) nebeneinanderliegende Zellen, von denen eine gelbe, die andere rosafarbige Chromatophoren enthält,² und bildet zwei solche Zellen ab.

C. Färbungseffekte, bedingt durch die Formation der Oberfläche (Sigm. Exner).

Es sei daran erinnert, daß ein Lichtstrahl, der, aus einem optisch dünneren Medium kommend, auf die Grenzfläche eines optisch dichteren auffällt, in zwei Anteile zerlegt wird, indem ein Teil des Lichtes in das dichtere Medium eindringt und in demselben im allgemeinen seinen Weg fortsetzt, aber dabei eine andere Richtung einschlägt (der gebrochene Strahl), während der andere Teil, wie von einem Spiegel zurückgeworfen, im ersten Medium verbleibt (reflektierter Strahl). Kommt der Lichtstrahl aus dem dichteren Medium an die Grenze nach einem dünneren, so geschieht im allgemeinen dasselbe, nur ist die Richtung des gebrochenen Strahles eine andere und es ist die Möglichkeit der sogenannten totalen Reflexion vorhanden, d. h. wenn die Neigung des einfallenden Strahles gegen die Grenzfläche eine gewisse, durch die optische Dichtigkeit der beiden Medien gegebene Grenze überschreitet, so gelangt in das dünnere Medium gar kein Anteil des Strahles mehr, sondern er wird in seiner Gänze von der Grenzfläche in das dichtere zurückgespiegelt.

Ist also die Oberfläche eines Blattes glatt, so wirkt sie für einen Teil des einfallenden Lichtes als Spiegel, das Blatt glänzt, wie eine Wasser- oder Glasfläche glänzt, und die Spiegelbilder sind um so schärfer, je glatter die Oberfläche ist. Die meisten Laubblätter und zahlreiche Blütenblätter spiegeln in solcher Weise. So zeigt das Blütenblatt einer Sonnenblume an seiner äußeren Seite einen gewissen mäßigen Glanz, während es an der inneren (vorderen) Seite matt ist. Die mikroskopische

¹ Pringsheim's Jahrbücher der Botanik, Bd. 16 (1885), p. 56; vergl. auch p. 99.

² L. c., p. 57.

Untersuchung ergibt, daß die Epithelzellen der vorderen Fläche kuppelförmige Vorwölbungen haben, im Gegensatze zu den viel flacheren der Rückseite.

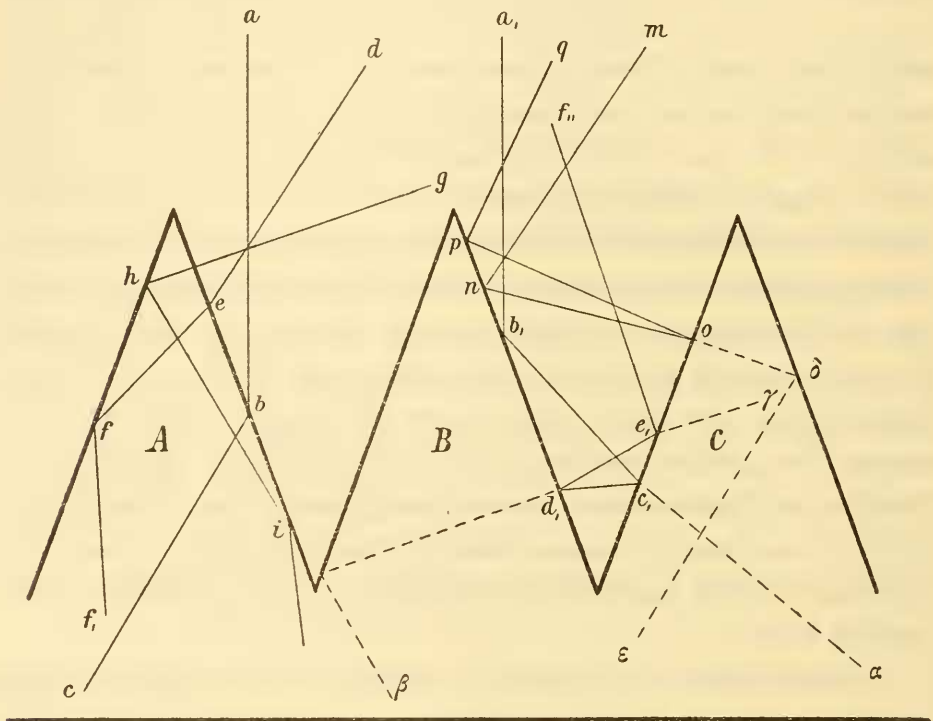
Da der gespiegelte Strahl in das Innere der Zelle nicht eindringt, kann er auch durch die daselbst gelegenen Farbstoffe keine Absorptionen erfahren, d. h. weißes Licht wird weiß reflektiert. Einen besonders starken derartigen Glanz zeigen Ranunkeln, und Schimper¹ erklärt denselben als den Effekt des aus Stärke bestehenden Tapetums. Ich habe mich überzeugt, daß auch dieser Glanz von der äußersten Oberfläche stammt, denn er ist weiß und müßte gelb sein, wenn die Lichtstrahlen erst die gelben Pigmentzellen (vgl. Fig. 5) passiert hätten, ehe sie reflektiert wurden, um so mehr als sie nach der Reflexion nochmals durch dieselben hindurchdringen müßten. Daß das gespiegelte Licht weiß ist, davon überzeugt man sich durch den Anblick leicht, besonders wenn man dabei den Umstand im Auge behält, daß die eben spiegelnde Stelle des Blütenblattes sowie die nicht spiegelnden auch gelbes Licht aus dem Inneren ins Auge senden; und daß nicht das Tapetum die Ursache des Reflexes ist, erkennt man, indem man das Epithel abzieht, was wenigstens auf kleine Strecken gelingt. Das vom Tapetum befreite Lamellchen spiegelt dann noch ebenso stark wie das Blatt.

Oftmals habe ich von den kuppel- oder kegelförmigen Epithelzellen gesprochen, welche, wie allgemein bekannt, die Blütenblätter, besonders wo sie starke und tiefe Färbungen zeigen, überkleiden. Diesen Gebilden kommt eine besondere optische Bedeutung für die Leitung des einfallenden Lichtes nach den Pigmenten zu, die ich zunächst an einem Schema darlegen will.

Es seien in Textfig. 1 *A, B, C* drei Kegel, die, auf einer Unterlage aufsitzend, mit den Spitzen senkrecht in die Luft ragen; *ab* ein einfallender, aus dem Zenith kommender Strahl; er wird nach *c* gebrochen, d. h. der Unterlage zugeführt werden. Ein anderer, geneigt einfallender Strahl *de* wird wesentlich dasselbe Schicksal haben und etwa nach *f* gelangen, von wo er

¹ Pringsheim's Jahrbücher der Botanik, Bd. 16 (1885).

durch totale Reflexion auch der Unterlage zugeführt wird (f_1). Die hier gezeichneten Brechungen sind berechnet für den Fall, daß der Brechungsindex des Kegelinhaltes $n = 1.35$ ist, wobei ich bemerken muß, daß die Zellmembran, die einen höheren Brechungsindex besitzt, wegen ihrer Dünne auf den Verlauf des gebrochenen Strahles keinen merklichen Einfluß hat.¹ Ein streifend einfallender Strahl gh wird durch totale Reflexion



Textfig. 1.

nach i und weiterhin nach k geworfen² und somit auch der Unterlage zugeführt werden. Sollte der Winkel der totalen Reflexion bei h nicht erreicht sein, so dringt ein Anteil von ihm aus dem Kegel A bei h wieder heraus, um das Schicksal zu erfahren, welches den reflektierten Anteilen dieser Strahlen zukommt. Wir haben ja gesehen, daß, abgesehen vom Falle

¹ Vgl. Helmholtz, Physiologische Optik, 1. Auflage, p. 60.

² Ich habe den Winkel der totalen Reflexion $= 4.10$ berechnet für den hier in Betracht kommenden Brechungsindex der Zellmembran und diesen $n = 1.5$ angenommen. Dabei habe ich allerdings die Brechung beim Übergang des Strahles aus dem Zellinhalt in die Membran vernachlässigt, was bei diesem Schema nicht in Betracht kommt.

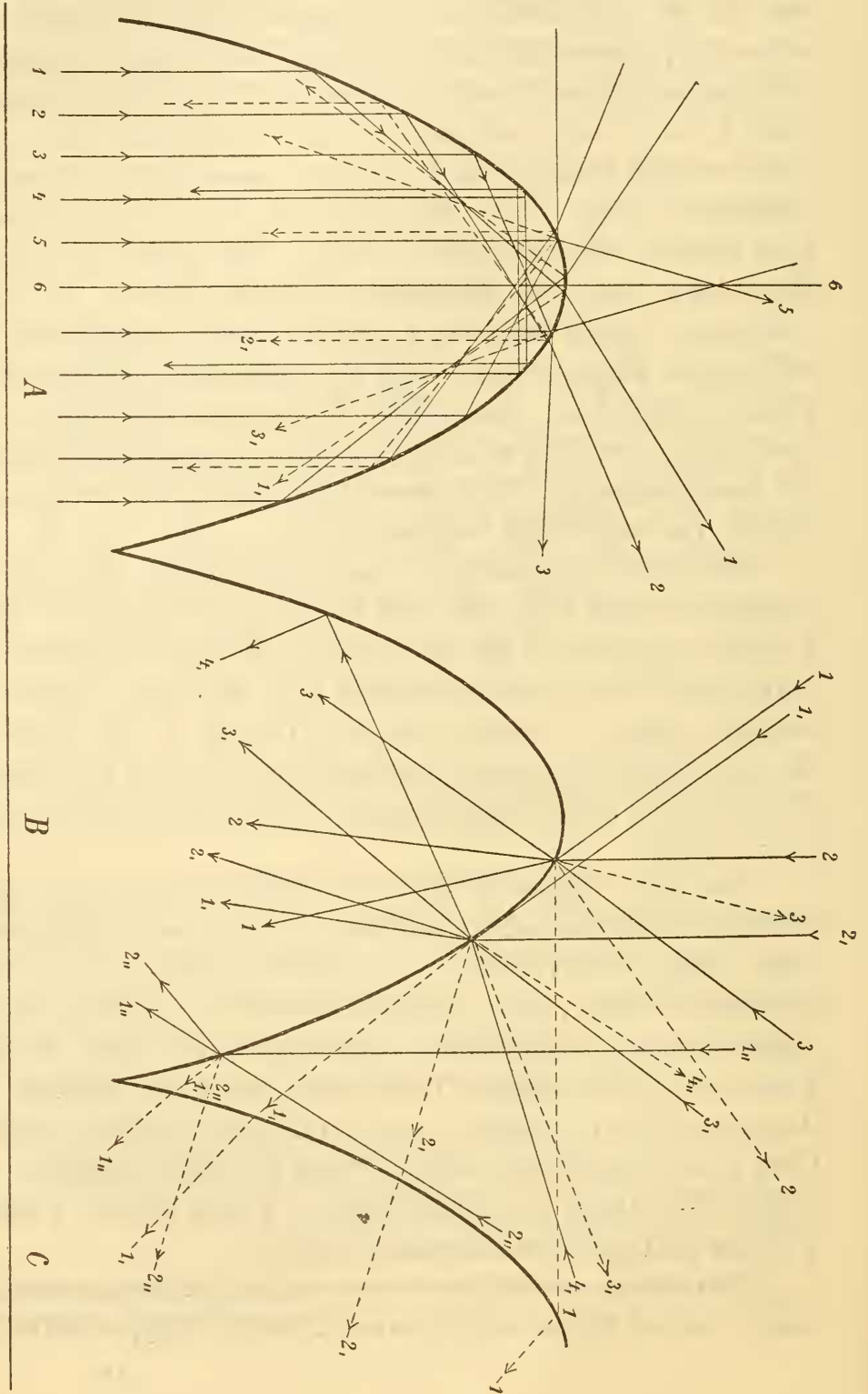
der totalen Reflexion, an jeder Grenzfläche zweier Medien ein Anteil des einfallenden Strahles gebrochen, ein anderer reflektiert wird. Am Kegel B und C ist der Verlauf dieser Anteile gezeichnet. $a_1 b_1$ sei wieder der aus dem Zenith kommende Strahl und der an der Oberfläche des Kegels reflektierte Anteil desselben $b_1 c_1$; dieser fällt auf den Kegel C und dringt in denselben ein ($c_1 \alpha$), ein kleiner Anteil von ihm wird in c_1 reflektiert, gelangt nach d_1 , wo wieder sein größter Teil in den Kegel und somit zur Unterlage gelangt (bei β), nur ein neuer Rest wird nach e_1 reflektiert, dringt da in den Kegel ein (γ) und ein Minimum wird endlich zurückkehren (nach f_{II}). Der gleich de geneigte Strahl mn wird ein ähnliches Schicksal haben: sein in n reflektierter Anteil wird bei o in den Kegel C eindringen, sein reflektierter Rest auf dem Wege pq wenigstens teilweise in das Freie zurückkehren; der größere Teil desselben dringt bei o in den Kegel C ein und wird in demselben durch totale Reflexion der Basis zugeführt. Nicht wesentlich anders wird es mit dem Strahle von streifender Inzidenz sein.

Betrachten wir nun, der Natur näherkommend, die Verhältnisse für den Fall, daß nicht Kegel im geometrischen Sinne, sondern Kuppen von der Art, wie sie an vielen Blütenblättern vorkommen, die Grenze zwischen Luft und dem organischen Gewebe bilden. Ich habe für die Textfig. 2 den Gang der Strahlen wieder berechnet und konstruiert für den Fall, daß der Zellinhalt den Brechungsindex $n = 1.35$ und die Zellmembran $n = 1.5$ hat.

Auf die Kuppe B falle der Strahl 1 an einer ihrem höchsten Punkte benachbarten Stelle. Er wird, wie die Zeichnung zeigt, zum großen Teile in die Zelle eindringend der Basis zugeführt werden. Sein reflektierter Anteil (punktiert) ist aber nicht verloren, sondern trifft die benachbarte Zelle, in deren Inneres er zum größten Teile durch Brechung gelangt. Ein denselben Punkt treffender, aus dem Zenith kommender Strahl 2 wird auch durch Brechung der Basis der Zelle zugeführt, sein reflektierter Anteil geht allerdings in die Luft zurück. Dasselbe gilt von dem schief einfallenden Strahl 3.

Betrachten wir die Strahlen derselben Neigungswinkel, die einen von der Spitze entfernteren Punkt der Kuppe treffen. Der

Strahl 1, wird der Basis zu gebrochen; sein reflektierter Anteil dringt in die benachbarte Zelle, und was an deren Grenze von ihm reflektiert worden ist (nicht gezeichnet), wird in die Zelle *B* eindringen.



Textfig. 2.

Der aus dem Zenith kommende Strahl 2₁ hat wesentlich dasselbe Schicksal, ebenso der geneigt einfallende Strahl 3₁, nur geht von diesem der reflektierte Anteil für die Pflanze verloren. Auch der streifend einfallende Strahl 4₁ wird größtenteils der Basis der Zelle zugeführt, nachdem er in derselben eine totale Reflexion erfahren hat.

Endlich sind noch die Strahlen 1₂ und 2₂ gezeichnet, welche einen Punkt nahe der Basis der Zelle treffen und die teils in *B*, teils in *C* eindringen.

Es ist also eine mit durchsichtigen Kegeln oder kuppelförmigen Hervorragungen besetzte Oberfläche in hohem Grade geeignet, von einer gegebenen Menge einfallenden Lichtes einen verhältnismäßig großen Teil in sich aufzunehmen; man könnte sie eine Lichtfalle nennen. Dabei wird das in die Kuppen eingedrungene Licht durch Brechungen und Reflexionen auf Umwegen zu seinem endlichen Ziele geleitet, so daß es, falls die Zellen Pigmente enthalten, eine gesättigtere Farbe annehmen muß, als wenn es diese nur einfach durchsetzen würde.

Die bisher besprochenen Strahlen beleuchten die Unterlage der Kuppen, d. i. das Tapetum und die etwa an der Basis der kegelförmigen Zellen gelegenen Chromatophoren. Diese beleuchteten Gebilde schicken nun selbst Strahlen aus, welche, die Oberfläche des Blütenblattes passierend, schließlich in das Auge zu gelangen vermögen. Betrachten wir das Schicksal dieser Strahlen. Es ist teilweise wiedergegeben in der Zellenkuppe *A* der Textfig. 2. In derselben sind nur die parallel der Kegelachse nach außen strebenden Strahlen gezeichnet. Man erkennt, daß von den Strahlen 1 bis 4 wegen der totalen Reflexion überhaupt nichts unmittelbar nach außen gelangt; erst vom Strahle 5 angefangen dringt Licht direkt nach außen; bei den Strahlen 1 bis 3 geschieht das erst nach einmaliger totaler Reflexion. Der Strahl 4 gelangt überhaupt nicht ins Freie, er ist durch totale Reflexion gezwungen, wieder an die Basis der Zelle zurückzukehren.

Man ersieht aus der Zeichnung, daß erstens von den aufsteigenden Strahlen ein großer Teil durch Reflexion nochmals den Weg durch die Zelle zu nehmen genötigt wird, daß zweitens

das Licht überhaupt nur an der Kuppe die Zelle zu verlassen vermag.

Es wiederholt sich hier also im wesentlichen das Spiel, das wir bei den von außen einfallenden Strahlen kennen gelernt haben, auch für die nach außen zurückkehrenden, was eine Erhöhung der Farbensättigung durch Absorption bei dem eben genannten Mangel des an der Oberfläche ungefärbt reflektierten Lichtes (Oberflächenlicht) bewirken muß.

Wenn in der Kuppe *A* nur der Verlauf von senkrecht aufsteigenden Strahlen gezeichnet worden ist, so ergibt eine einfache Betrachtung, daß schief aufsteigende Strahlen sich in der Hauptsache ähnlich verhalten müssen, nur wird, wenn Strahlen von sehr verschiedener Richtung aufsteigen, das Feld an der Spitze der Kuppe, welches das Licht direkt nach außen treten läßt, ein größeres sein.

Erinnern wir uns, ausgestattet mit den Resultaten dieser geometrisch-optischen Betrachtungen, an die Epithelzellen eines Blumenblattes, wie sie etwa in Fig. 6*b* oder 7 dargestellt sind, welche an ihrer Basis gelbes, im Körper purpurfarbenes Pigment enthalten, so wird die so häufig beobachtete gesättigte, dabei doch sehr helle Farbe verständlich. Dasselbe gilt aber auch von den tiefen Farben der Blütenblätter, deren Oberfläche an die Textur des Samtes erinnert, z. B. mancher Rosen, Stiefmütterchen etc. Beruht doch der optische Eindruck des Samtes auf ganz ähnlichen Vorgängen. Auch hier wird das näherungsweise in der Richtung der Fäden eindringende Licht, soweit es reflektiert wird, von anderen Fäden aufgenommen und schließlich der Basis zugeführt oder im Faden absorbiert. Deshalb ist der schwarze Samt dunkler als jedes andere schwarze Gewebe.

Daß jene in den Textfig. 1 und 2 dargestellten optischen Verhältnisse im großen und ganzen auch der Wirklichkeit entsprechen, davon kann man sich am einfachsten überzeugen, indem man die Epithelschichte von der Innenseite eines weißen Pelargonienblütenblattes vom Tapetum abzieht und ohne Zusatz einer Flüssigkeit, auch ohne Deckgläschen, so auf den Objektträger legt, daß die Spitzen der Kegel nach aufwärts sehen. Beleuchtet man dann ohne Kondensor mit dem Planspiegel

(entsprechend Fig. 2, Kuppe *A*), so sieht man das Präparat an den meisten Stellen schwarz, nur die Spitzen der Kuppen bilden sehr helle Flecke und in ihren Zwischenräumen sind einzelne mäßig lichte Stellen. Eine rote Pelargonie zeigt dasselbe Bild, nur sind die Spitzen der Kuppen rot. Die Zellen haben bei diesen Blumen im Profil betrachtet eine Gestalt, die an eine weibliche Brust erinnert.

Derselbe Versuch, mit einer Blüte der Kapuzinerkresse (*Tropaeolum majus*) ausgeführt, gibt dasselbe Resultat, nur sind da entsprechend einer schärferen Spitze die Lichtpunkte derselben noch kleiner. Selbstverständlich hat man es hier nicht etwa mit einem optischen Bilde zu tun, welches die Zellen, als Konvexlinsen wirkend, entwerfen und wie man solche unter anderen Umständen durch Zellen, Fetttröpfchen etc. häufig unter dem Mikroskope sieht, denn es hat jener helle Punkt keine Ähnlichkeit mit der Gestalt der beleuchtenden Lichtfläche und liegt auch nicht über der Zelle, sondern an der Spitze derselben.

Benützt man den Kondensor des Mikroskopes, d. h. fällt Licht aus verschiedener Richtung auf die Basis des Kegels, so wird jener Fleck größer, d. h. es dringen aus einem größeren um die Spitze gelegenen Areal Strahlen heraus, wie das nach obigem zu erwarten war. Je nach der Art der Beleuchtung, der Lage der Zellen und vor allem ihrer Benetzung, sieht man häufig mannigfaltige und auf den ersten Blick rätselhafte Lichteffekte an denselben, die nur durch die geschilderten optischen Eigenschaften verständlich werden.

Übrigens hat schon E. Stahl¹ in bezug auf die Laubblätter optische Eigenschaften der kuppelförmigen Zellen besprochen und erkannt, daß sie geeignet sind, Licht dem Inneren des Blattes durch Brechung an der Kuppe zuzuführen. Er sagt p. 203: »Selbst solches Licht, welches annähernd parallel die Blattoberfläche streift, gelangt noch in das Blattinnere: die Papillen wirken als Lichtfänge oder besser gesagt Strahlenfänge.« Er fand solche Papillen, die den Laubblättern eine

¹ Über bunte Laubblätter. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XIII, 1896.

samtartige Oberfläche schaffen, hauptsächlich an den Schattenpflanzen der Tropen und solchen, die in feuchter Luft stehen.

Wiederholt habe ich mir die Frage vorgelegt, ob die zierlichen Streifen, die an den kuppenförmigen Epithelzellen, wie die tragenden Rippen der Peterskuppel in Rom, von der Basis nach der Spitze zusammenlaufend ansteigen, nicht auch mit freiem Auge sichtbare optische Effekte bewirken. Ich konnte aber solche nicht finden und halte sie auch für unwahrscheinlich, seit ich mich überzeugte, daß diese Streifen leistenartigen Verdickungen der Zellmembran entsprechen, die gegen das Innere der Zelle vorspringen, also wegen ihrer Umlagerung mit Zellsaft keine starken Reflexionen erzeugen können. Es scheint mir jetzt am wahrscheinlichsten, daß es in der Tat architektonische Gebilde sind, dazu bestimmt, die Form der Kuppe trotz der außerordentlichen Zartheit der Membran zu wahren. Ich werde darin bestärkt durch die Erfahrung, daß ähnliche Leisten auch an ganz anders geformten Epithelzellen da vorkommen, wo sie, an die Luft grenzend, den Insulten durch Insekten usw. am meisten ausgesetzt sind, z. B. beim Flieder.

D. Analyse einzelner Blütenfarben (Franz Exner).

Die Farben der Blüten zeichnen sich häufig durch besondere Lebhaftigkeit aus; schon Helmholtz hat nach dem Anblick derselben vermutet, daß ihnen ein hoher Grad von Sättigung zukomme, allein das Auge vermag nicht zu entscheiden, ob die Sättigung oder die Helligkeit oder etwa der Farbenton dabei die wesentliche Rolle spielt. Das könnte nur durch eine optische Untersuchung dieser Farben geschehen und da eine solche meines Wissens nicht vorliegt, so habe ich sie für eine Reihe allgemein bekannter und typischer Farben an frischen Blüten ausgeführt. Die Methode war dieselbe, die ich früher schon zur Untersuchung¹ von Pigmenten und der Farben der Edelsteine verwendete; das Objekt wurde durch eine starke elektrische Bogenlampe passend beleuchtet und das reflektierte Licht in

¹ »Zur Charakteristik der schönen und häßlichen Farben«. Diese Sitzungsberichte, Bd. CXI, Abt. IIa. Juli 1902.

einem König'schen Spektrophotometer an 14 Stellen des Spektrums mit dem gleichzeitigen Reflex von einer weißen Fläche (Magnesiumoxyd) der Intensität nach verglichen. Man erhält so die Spektralkurve der betreffenden Farbe, aus der sich dann alles weitere ableiten läßt. Legt man die Helmholtz'sche Theorie zugrunde, so entsprechen den drei Grundempfindungen Rot, Grün und Blau die folgenden Wellenlängen:

R komplementär zu $\lambda = 494 \mu\mu$

G von der Wellenlänge $\lambda = 508 \mu\mu$

B von der Wellenlänge $\lambda = 475 \mu\mu$

und es ergeben sich aus der Spektralkurve zunächst die drei Quantitäten R , G und B , mit welchen die Grundempfindungen am Zustandekommen der betreffenden Farbe beteiligt sind; ich bemerke jedoch, daß die Wahl dieser Grundempfindungen für die folgenden Bestimmungen von Sättigung und Helligkeit ganz gleichgültig ist. Sind die Anteile R , G und B ermittelt, so bestimmen dieselben die Lage der Farbe im Farbendreieck $R-G-B$ und damit ist die Sättigung derselben gegeben und der Farbenton. Letzterer bestimmt sich durch die Wellenlänge desjenigen Punktes der in dem Farbendreieck eingetragenen Kurve des Weißspektrums, der von der Verbindungslinie des Weißpunktes im Dreieck mit dem Farbpunkte getroffen wird. Die Sättigung dagegen möchte ich folgenderweise definieren: sind r , g und b die Anteile der drei Grundempfindungen an der Farbe, in beliebigen Einheiten gemessen und hat eine davon z. B. g den kleinsten Wert, so ist die Sättigung S gegeben durch die Formel:

$$S = \frac{(r+g+b) - 3g}{(r+g+b)}.$$

Nach dieser Definition bedeutet $3g$ den Betrag an Weiß, der der Farbe beigemischt ist, der Zähler somit den Betrag an gesättigter Farbe und der Nenner den Gesamtbetrag. Die Werte von S müssen demnach immer zwischen 0 und 1 liegen, je nachdem die Farbe rein Weiß oder aber ganz gesättigt ist. Im Farbendreieck bestimmen sie sich durch das Verhältnis der Distanz Farb- und Weißpunkt zur Trajektorie, die von letzterem über ersteren bis an den Umfang des Dreieckes gezogen wird.

Was endlich die Helligkeit betrifft, so ergibt sich dieselbe durch Integration der Spektralkurve der Farbe zwischen den Grenzen der beobachteten Wellenlängen; die so erhaltene Fläche ist ein Maß der Helligkeit. Da für jede Wellenlänge die Intensität der Farbe mit der Intensität des von der weißen Fläche reflektierten Lichtes gleicher Wellenlänge verglichen wird, wobei letztere als Einheit dient, so wäre die Gesamthelligkeit der Farbe, bezogen auf die des Weiß als Einheit, durch das Verhältnis der Flächen gegeben, die beiden Spektralkurven zukommen. Für das Weiß ist aber diese Kurve, dem Früheren zufolge, eine gerade Linie, die der Abszissenachse im Abstände 1 parallel verläuft. Es ist zu bemerken, daß die »weiße« Fläche in Wirklichkeit ein Grau ist und daß es vorkommen kann — bei sehr gesättigten, z. B. gelben Farben — daß für einzelne Wellenlängen die Intensität der Farbe größer ist als die der weißen Vergleichsfläche, die Ordinate der betreffenden Spektralkurve also über die konstante Weißordinate hinausgeht; die Gesamthelligkeit bleibt aber stets hinter der des benützten »Weiß« zurück.

In der folgenden Tabelle I gebe ich die (abgekürzten) Zahlen für die Ordinatenwerte der Spektralkurven wie sie direkt durch Messung an 13 Blüten und einem Laubblatt erhalten wurde; zu bemerken ist dabei, daß die willkürliche Einheit dieser Zahlen eine solche ist, daß die konstante Weißordinate nicht, wie früher angenommen wurde, den Wert 1, sondern den Wert 84 hat. Man sieht, daß bei gelben Blüten in der Gegend der Wellenlänge 570 in der Tat die Helligkeit des zum Vergleiche herangezogenen Weiß überschritten wird.

In der nebenstehenden Tabelle sind die Objekte nach den Farbenbezirken des Spektrums geordnet; die Nr. I, XIII und XIV liegen jedoch außerhalb des Spektrums, im Purpur. Es ist dieser Farbenbezirk ein in bezug auf den Farbenton aber so ausgedehnter, daß darin alle Nuancen vom reinen Rot fast bis zum reinen Blau vertreten sind. Nr. I hat zufällig einen Farbenton, der der Grundempfindung »Rot« sehr nahe kommt und deshalb habe ich es von den anderen Purpurfarben getrennt und an die Spitze der Tabelle gestellt. Einen der Grundempfindung »Grün« entsprechenden Repräsentanten zu finden, ist mir nicht

Tabelle I.

		λ in μμ.													
		680	670	660	640	620	600	577	550	520	490	475	450	433	420
Rot	I	39	39	41	38	25	16	8	3	2	3	4	10	14	11
	II	39	45	46	52	46	30	17	4	3	5	5	6	8	10
Orange	III	43	48	60	64	71	58	46	34	33	38	30	24	25	25
	IV	43	46	55	61	68	74	89	97	85	20	6	5	5	1
Gelb	V	32	40	47	55	61	72	87	85	54	6	5	5	2	1
	VI	5	5	6	7	9	11	12	17	18	14	12	12	12	12
Grün	VII	17	14	13	12	11	14	10	14	24	36	40	41	45	45
	VIII	13	10	9	7	6	8	7	9	13	29	28	31	31	31
Blau	IX	13	9	8	7	6	7	6	8	12	20	22	27	28	28
	X	12	11	10	9	9	8	8	9	13	22	24	35	37	37
Purpur	XI	13	12	10	8	9	6	7	9	16	30	32	36	41	41
	XII	25	25	22	11	7	5	5	5	9	20	22	26	24	24
	XIII	41	43	43	45	37	29	23	16	17	27	33	39	40	40
	XIV	24	23	21	15	9	5	3	2	3	4	5	6	6	5

gelungen, das Blattgrün, soweit ich es zu untersuchen Gelegenheit hatte, liegt beträchtlich davon gegen Gelb ab. Dagegen fällt der Farbenton der Gentianen sehr genau mit der Grundempfindung »Blau« zusammen und ich bemerke, daß das nach früheren Messungen zugleich die Farbe des tiefblauen Himmels ist, die sich davon wesentlich durch ihre Helligkeit unterscheidet, während ihre Sättigung der der Gentianen gleichkommt.

Aus den Zahlen dieser Tabelle lassen sich nun, wie ich in einer früheren Arbeit des genaueren angegeben habe,¹ die jeder Farbe zukommenden Anteile der Grundempfindungen R , G und B in willkürlichen, aber für jedes Objekt natürlich konstanten Einheiten ausdrücken. Aus den so erhaltenen Werten wieder ergibt sich, wie früher schon bemerkt, der Farbenton (λ), die Sättigung (S) und die Helligkeit (H). In Tabelle II sind alle diese Größen für die untersuchten Objekte angegeben.

Tabelle II.

Nr.	R	G	B	λ in $\mu\mu$	S	S'	H
I	117	67	85	Kompl. zu 498	0·25	—	0·19
II	189	114	64	615	0·47	0·47	0·24
III	227	201	132	590	0·27	0·27	0·49
IV	223	252	28	573	0·84	0·85	0·59
V	259	273	28	574	0·85	0·86	0·56
VI	129	154	121	515	0·10	0·20	0·14
VII	85	86	210	477	0·33	0·44	0·29
VIII	54	54	144	475	0·36	0·49	0·21
IX	46	46	121	475	0·35	0·48	0·18
X	58	56	161	474	0·39	0·53	0·21
XI	58	59	166	476	0·41	0·55	0·23
XII	43	40	112	472	0·39	0·53	0·11
XIII	133	106	176	Kompl. zu 548	0·23	—	0·38
XIV	155	104	155	Kompl. zu 508	0·25	—	0·10

¹ L. c.

Zu den Werten R , G und B in dieser Tabelle möchte ich noch folgendes bemerken. Sind zwei dieser Werte untereinander gleich, so ist die Farbe entweder eine der drei Grundempfindungen, wenn der dritte Wert der größte ist oder sie ist zu einer der Grundempfindungen komplementär, wenn der dritte der kleinste ist. Vollkommen gesättigt wäre eine Farbe, wenn einer oder zwei dieser Werte gleich Null würden, im letzteren Falle wäre sie eine der drei Grundempfindungen selbst. Sind aber alle drei Werte von Null verschieden, so enthält die Farbe einen Betrag an Weiß, der durch den dreifachen Betrag des kleinsten Wertes gegeben ist. Für reines Weiß wären alle diese Werte gleich groß.

Von den Farbentönen, welche in Tabelle II vorkommen, fallen nur die den Gentianen angehörigen (VII bis XI) mit einer der drei Grundempfindungen zusammen, denn $\lambda = 475$ entspricht der Grundempfindung Blau, die Werte für R und G sind demgemäß auch in diesen Fällen gleich groß. Es sei erwähnt, daß den gleichen Farbenton auch der Saphir und das tiefe Blau des Himmels zeigt. Zu einer der Grundempfindungen komplementär ist nur die Farbe der Rohanrose (XIV); ihre Werte von R und B sind gleich groß und größer als der für G , sie ist somit der Grundempfindung Grün genau komplementär. Ich habe seinerzeit¹ darauf aufmerksam gemacht, daß im allgemeinen jene Farbentöne dem Auge angenehm sind, die mit einer der Grundempfindungen zusammenfallen oder einer solchen komplementär sind; es mag sein, daß dieser Umstand bei Beurteilung obiger Farben durch das Auge mit im Spiel ist.

Was nun die Sättigungen anlangt, so sind dieselben unter S ihrem absoluten Betrage nach angegeben; um darüber ein Urteil zu gewinnen, dürfte es sich empfehlen, dieselben mit den Sättigungen zu vergleichen, die die entsprechenden Farben eines reinen Spektrums zeigen. Auch diese sind ja zum großen Teil ungesättigt, im Grün sogar in sehr beträchtlichem Maße, ihre Sättigungen für die hier in Betracht kommenden Wellenlängen sind im gleichen Maße wie die früheren in Tabelle III angegeben.

¹ L. c.

Tabelle III.

	λ in $\mu\mu$	S
Vom äußersten Rot bis	600	1·00
Gelb	574	0·99
Gelbgrün	520	0·72
Grün	508	0·39
Grünblau	495	0·50
Blau	475	0·74

Dividiert man die Sättigungen S der Tabelle II durch die zugehörigen Werte der Tabelle III, so ergeben sich die relativen Sättigungen der Farben, die unter S' in der Tabelle II eingetragen sind; sie geben das Verhältnis der betreffenden Farbe zur gleichen Spektralfarbe in bezug auf den Sättigungswert an und geben so eine bessere Vorstellung als die absoluten Werte. Man sieht, daß z. B. die Farbe der Gentianen halb so gesättigt ist wie die gleiche Partie eines reinen Spektrums.

Um nun ein Urteil darüber zu gewinnen, ob außer dem Farbenton bei Betrachtung der Blütenfarben auch deren Sättigung und Helligkeit eine Rolle spielt und welche, schien es mir wünschenswert, dieselben mit solchen Farben zu vergleichen, die uns sonst gewöhnlich umgeben und deren Anblick uns geläufig ist. Ich habe deshalb meine früheren Messungen an derartigen Objekten, bei denen es sich nur um den Farbenton handelte, nun auch in bezug auf Sättigung und Helligkeit berechnet, letzteres soweit mir das Beobachtungsmaterial noch zugänglich war, und stelle die Resultate dieser Berechnung in der folgenden Tabelle IV zusammen. In dieselbe sind außer den schon besprochenen Blütenfarben noch aufgenommen: die Farben von Edelsteinen, die ja auch eine hervorragende Rolle spielen, die Farben alter Teppiche und jene gefärbter Papiere. Letztere sind einfach als »Pigmente« bezeichnet, es sind das die gewöhnlichen käuflichen Papiere; dagegen bezeichnet der Zusatz »physiologisch« solche Pigmente, wie sie speziell zu physiologisch-optischen Versuchen hergestellt und vom Physio-

logischen Institut in Leipzig in den Handel gebracht werden. Dieselben zeichnen sich den gewöhnlichen gegenüber durch eine auffallende Sättigung und Reinheit der Farbtöne aus. In Tabelle IV sind der leichteren Übersichtlichkeit wegen die Objekte innerhalb jeder Farbengruppe nach ihrem Sättigungsgrad geordnet. In die erste Gruppe habe ich jene vereinigt, deren Farbenton zwar noch im Purpur liegt, aber schon so nahe am roten Ende des Spektrums, daß sie mit Rücksicht auf die geringe Farbenänderung in diesem Bezirke noch als Repräsentanten von »Rot« gelten können.

Tabelle IV.

		λ in $\mu\mu$	S	S'	H
Purpur nahe an Rot	Rubin, mit Gold unterlegt	Kompl. zu 494·5	0·55	—	0·27
	Derselbe, ohne Unterlegung	Kompl. zu 495	0·28	—	0·13
	Spinell	Kompl. zu 494	0·26	—	0·22
	Rose, dunkel (I)	Kompl. zu 498	0·25	—	0·19
	Teppich, altpersisch	Kompl. zu 494	0·10	—	0·16
	Teppich, altpersisch, beste Zeit..	Kompl. zu 496	0·07	—	0·21
Orange	<i>Pelargonium splendens</i> (II)	615	0·47	0·47	0·24
	<i>Phyllocactus</i> (III)	590	0·27	0·27	0·49
Gelb	Sonnenblume (V)	574	0·85	0·86	0·56
	<i>Caltha palustris</i> (IV)	573	0·84	0·85	0·59
	Pigment, physiologisch	566	0·55	0·55	0·67
	Pigment	577	0·40	0·40	—
Grün	Smaragd	507	0·20	0·46	0·19
	Pigment (Schweinfurtergrün)	509	0·11	0·27	—
	Pigment (Raddé's Skala, Grün 15 h)	512	0·10	0·22	—
	Blatt von <i>Prunus armeniaca</i> (VI)	515	0·10	0·20	0·14

		λ in $\mu\mu$	S	S'	H
Blau	Pigment, physiologisch	475	0·51	0·69	0·28
	Saphir	474	0·46	0·62	0·05
	<i>Gentiana verna</i> (X, XI)	475	0·40	0·54	0·22
	<i>Clematis hortensis</i> (XII)	472	0·39	0·53	0·11
	<i>Gentiana acaulis</i> (VII, VIII, IX) . .	476	0·35	0·47	0·23
	Teppich, altpersisch	478	0·29	0·40	0·07
	Pigment	475	0·28	0·39	—
	Teppich, anatolisch	480	0·12	0·17	—
Purpur	Rose (Rohan, XIV)	Kompl. zu 508	0·25	—	0·10
	Rose, licht (XIII)	Kompl. zu 548	0·23	—	0·38
	Amethyst	Kompl. zu 566	0·20	—	0·11
	Pigment, physiologisch	Kompl. zu 507	0·20	—	—
	Pigment, physiologisch	Kompl. zu 521	0·20	—	0·36

Zu dieser Tabelle wäre noch folgendes zu bemerken: Die verwendeten Exemplare von Rubin, Smaragd und Saphir waren durch Reinheit und Schönheit ihrer Farbe besonders ausgezeichnet; wie man sieht, entspricht ihr Farbenton sehr genau den Grundempfindungen Rot, Grün und Blau und ihre Sättigung ist durchwegs eine hohe. Die Farben der orientalischen Teppiche wurden nicht an den Originalen, sondern an ausgezeichneten Kopien¹ derselben, die die Farbe ganz getreu wiedergaben, gemessen. Endlich habe ich in der Tabelle die drei Messungen an *Gentiana acaulis* und die beiden an *Gentiana verna* zu je einem Mittelwert vereinigt, da die Einzelwerte nur unbedeutend voneinander abweichen.

Im allgemeinen kann man sagen, daß in allen Farbengruppen, nach der Sättigung geordnet, die Edelsteine, Blüten-

¹ »Orientalische Teppiche«, herausgegeben vom k. k. Handelsministerium, Wien 1892.

farben und Pigmente aufeinander folgen, während die Helligkeiten keine ausgesprochene Rolle zu spielen scheinen. Im Rot steht in bezug auf Sättigung obenan der Rubin, und es ist interessant zu sehen, wie die vielfach angewendete Unterlegung desselben mit Goldfolie sowohl Sättigung als Helligkeit auf das Doppelte steigert. Den Steinen fast gleichwertig ist die dunkle Rose (I), während das Rot der persischen Teppiche — im Farbenton gleich — in der Sättigung weit zurücksteht. Im Orange fällt die hohe Sättigung der Pelargonie auf gegenüber der roten Kaktusblüte, es ist aber auch gerade die Pelargonie durch ihre leuchtende Farbe ausgezeichnet. Auch im Gelb überragen die Blütenfarben sehr bedeutend die Pigmente, während im Grün das Laubblatt an unterster Stelle steht, entsprechend dem indifferenten Charakter seiner Farbe. Im Blau steht ausnahmsweise, als einziger Fall, ein Pigment, eines der physiologischen, an oberster Stelle, dessen Farbstoff mir leider unbekannt ist, das aber sogar noch den Saphir an Sättigung übertrifft. Dann folgt der Saphir und, nicht viel weniger gesättigt als dieser, die Blütenfarben, denen die übrigen Pigmente beträchtlich nachstehen. Im Purpur endlich stehen die Blüten obenan, indem sie die Pigmente nicht bedeutend, aber immerhin deutlich merkbar an Sättigung übertreffen.

Da die Farben der Gegenstände, die uns täglich umgeben, jedenfalls noch viel ungesättigter sind als die Pigmente, so glaube ich, daß man aus dem Vorstehenden den Schluß ziehen kann, daß die Farben der Blüten zu den meist gesättigten unserer Umgebung gehören und nur noch von den schönsten Edelsteinen übertroffen werden. Es erscheint darum die Annahme, daß das Augenfällige und Leuchtende dieser Farben durch deren hohe Sättigung bedingt sei, als sehr wahrscheinlich, dagegen scheint die Helligkeit für den Eindruck auf das Auge nicht von besonderer Bedeutung zu sein.

Zusammenfassung (Sigm. Exner).

In der phylogenetischen Entwicklung der Phanerogamen haben sich als Lockmittel für Insekten außer den Quellen des Duftes auch noch die Farben der Blüten ausgebildet, die zum

Teile sehr lebhaft und für uns Menschen in hohem Grade augenfällige sind.

Diese Lebhaftigkeit der Farben verdanken die Blüten vielfach einer lichtreflektierenden Schichte (Tapetum), die sich unter den gefärbten Epithelzellen als weiße Unterlage befindet. Sie spielt die Rolle der Folie unter gefaßten Edelsteinen und ist in der größten Mehrzahl der Fälle gebildet aus luftgefüllten Spalträumen zwischen den organischen Geweben, bisweilen auch aus sehr kleinen Stärkekörnern.

Die große Mannigfaltigkeit der an Blüten auftretenden Farbentöne findet bei der geringen Anzahl der tatsächlich vorkommenden Farbstoffe ihre Erklärung darin, daß, abgesehen von den Farbenvariationen der Anthokyane, die Pigmente nach dem Prinzip der Additionsfarben und nach dem Prinzip der Subtraktionsfarben, sowie in der Kombination dieser beiden Prinzipien wirken können. Unter Additionsfarben sind jene Farben verstanden, die entstehen, indem Strahlen, die verschiedene Pigmente passiert haben, von dem Blütenblatt so zurückkehren, daß sie von derselben Stelle zu kommen scheinen; unter Subtraktionsfarben die dadurch entstehenden Farben, daß von einer Stelle des Blütenblattes nur jene Strahlen zurückkehren, die von keinem der Pigmente absorbiert worden sind.

Das an Blüten vorkommende Schwarz kommt in der Regel durch restlose Subtraktion zustande, indem ein farbiges Pigment alle Strahlen des weißen Lichtes absorbiert, welche das andere farbiges Pigment hindurch gelassen hat.

Die häufig vorkommende komplizierte Gestaltung der Oberfläche von Blütenblättern (kuppelförmige Epithelzellen) bewirkt einerseits durch Brechung und Reflexion einen längeren Weg des Lichtes in den absorbierenden Pigmenten, andererseits eine Verminderung des an der Grenze zwischen Luft und Pflanzengewebe reflektierten weißen Lichtes, welche beide Umstände zur Erhöhung der Farbensättigung beitragen.

Der Grad dieser Sättigung sowie der Helligkeit kann gemessen werden, wobei sich die Farben gewisser Blüten als zu den gesättigtesten gehörend herausstellen, die wir im täglichen Leben zu sehen bekommen. Nur die farbenprächtigsten Edel-

steine (Rubin, Saphir) übertreffen noch gewisse Blütenfarben an Sättigung.

Daß die Blüten komplizierte Einrichtungen haben, welche die Sättigung ihrer Farben auf einen hohen Grad erheben, macht es sehr wahrscheinlich, daß die sie aufsuchenden Insekten das Vermögen des Farbensehens besitzen, und daß die Helligkeit der Blütenfärbung dabei in zweiter Linie steht, wird begreiflich, wenn man bedenkt, daß jeder von einer spiegelnden Laubblattoberfläche oder einer kleinen Wasserfläche zurückgeworfene direkte Sonnenstrahl doch an Helligkeit das Blütenblatt noch übertreffen, dasselbe also durch die Helligkeit kein charakteristisches Merkmal gewinnen würde.

Erklärung der Tafel.

(Mit Ausnahme der Fig. 2 gezeichnet von Sigm. Exner.)

- Fig. 1. Epithelzellen von der Innenfläche eines Perigonblattes von *Ranunculus acer* mit Farbstoffkrystallen in ihrem Inneren.
- Fig. 2. Mesophyll (Tapetum) des Maiglöckchens (*Convallaria majalis*) nach photographischer Aufnahme im durchfallenden Lichte:
A vor dem Auspumpen der Luft;
B dieselbe Stelle nach dem Auspumpen.
 Das Präparat lag in Kochsalzlösung von 0.70/0.
- Fig. 3. Der Ursprung des Haares einer Blüte von Edelweiß (*Gnaphalium leontopodium*).
- Fig. 4. Tapetumschichte von *Caltha palustris* (Vergröß. 400). Die Mesophyllzellen mit gelben Einschlüssen; *l* die lufthältigen Räume, aus denen die Luft durch Flüssigkeit verdrängt wurde, mit Ausnahme der Stelle bei *a*. Durchfallendes Licht.
- Fig. 5. Aus einem gespaltenen Blütenblatte von *Ranunculus acer*. Oben die freigelegten Epithelzellen in unscharfer Einstellung; im unteren Teile der Zeichnung schimmern diese Epithelzellen gelb durch die darübergelagerte Masse des Tapetums. Dieses ist durch die schwarz erscheinenden, lufthaltigen Intercellularräume charakterisiert sowie durch den feinkörnigen Einschluß der Zellen, der aus Stärke besteht. Da, wo im Präparate unter dem Tapetum keine Epithelzellen liegen, erscheint dieses farblos (bei *a*) (Vergröß. 420).
- Fig. 6. Beispiele von Additionsfarben:
a Epithel einer Blüte von Gartenmohn, die eine violette Aderung zeigte. Die Abbildung ist einer solchen violetten Stelle entnommen. Die dunkler gefärbten Zellen waren in den ersten Momenten der Untersuchung blau und nahmen während des Zeichnens die wiedergegebene Purpurfarbe an (Vergröß. 160);
b aus dem Epithel des »Goldlacks«. Einzelne Zellen enthalten außer dem gelben körnigen Pigment auch aufgelöstes purpurfarbiges.
- Fig. 7. Epithelzellen von der Innenfläche des Blütenblattes einer Gartenviole:
a mit schmalen Kegeln, so daß das schmale Pigment, welches am Fußende jeder Zelle liegt, an den aneinander stoßenden Zellgängen nur von wenig Anthokyan überdeckt ist, also noch als gelbes Pigment wirken kann;
b dasselbe, aber von einer schwarzen Stelle des Blütenblattes; wegen der größeren Breite der Kegel wird das Licht beide Pigmente in größerer Strecke durchsetzen müssen, also reichlicher absorbiert werden.
- Fig. 8. Blatt einer Gartentulpe mit dem schwarzen zungenförmigen Fleck.

Fig. 9. Aus dem braunen Teile des Blattes einer Orchideenblüte (Vergröß. 290).

Fig. 10. Aus dem gelben Teile des Blattes derselben *Orchidea* (Vergröß. 200).

Fig. 11. Aus den braunen Aderungen des zurückgeschlagenen Perigonblattes von *Iris flavescens* (Dl.). Zelle *b* zeigt die an der Zellbasis gelegenen gelben Chromatophoren bei Einstellung auf dieselben; Zelle *a* bei höherer Einstellung. Diese beiden Zellen enthalten in ihrem Zellsaft kein Anthokyan, wirken also als gelbe Flächen. Zelle *c* zeigt bei tieferer Einstellung das Bild von *b*, bei höherer Einstellung aber das in der Abbildung wiedergegebene, d. h. sie wirkt als nahezu graue Fläche durch die Übereinanderlagerung beider Farbstoffe. In den drei anderen Zellen überwiegt die Wirkung des Anthokyans, doch ist seine Farbe abgestumpft, d. h. gegen Grau verschoben, wegen des darunter liegenden gelben Pigmentes.